UNIVERSITY
OF
TORONTO
LIBRARY

cont.

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/allgemeinebiolog01hart

Biol.
H.

ALLGEMEINE BIOLOGIE

EINE EINFÜHRUNG IN DIE LEHRE VOM LEBEN

VON

DR. MAX HARTMANN

MITGLIED DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE IN BERLIN-DAHLEM
HONORARPROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

ERSTER TEIL

ZELLE, STATIK, DYNAMIK UND STOFFWECHSEL

MIT 208 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL

201608
24.3.26

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1925

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright 1925 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.

Germany

Vorwort.

Das Buch, dessen erster Teil hier vorliegt, ist aus Vorlesungen hervorgegangen, die ich mehrere Jahre an der Berliner Universität gehalten habe. Es soll der Einführung in die allgemeinen Probleme und Ergebnisse der Lehre vom Leben dienen. Darüber, was den Inhalt einer allgemeinen Biologie zu bilden hat und wie der Stoff zu begrenzen ist, werden einzelne Biologen wohl immer verschiedener Meinung sein. Wie ich diese Aufgabe aufgefaßt habe, ist in der Einleitung näher ausgeführt und begründet. Eine solche Aufgabe verlangt in gleicher Weise die Berücksichtigung der Ergebnisse der mehr morphologisch und entwicklungsphysiologisch gerichteten biologischen Disziplinen, wie die der physiologischen Forschung; auch dürfen die prinzipiellen Ergebnisse, die an Pflanzen gewonnen wurden, hinter den an Tieren erzielten nicht zurückstehen. Darin, daß eine gleichmäßige Berücksichtigung der morphologischen und physiologischen, der botanischen und zoologischen Ergebnisse in keiner der bisher vorliegenden Darstellungen der allgemeinen Biologie sich findet, erblicke ich auch die Berechtigung einer neuen Darstellung. Da das Buch eine Einführung und kein Handbuch sein soll, so war eine Beschränkung und scharfe Auswahl des Stoffes geboten. Auch hielt ich es aus didaktischen Gründen für besser, bei strittigen Fragen die Ansicht, die mir die richtige zu sein schien, ohne Bedenken in den Vordergrund zu stellen und widersprechende nur anhangsweise oder gar nicht zu erwähnen. Ob meine Stellungnahme die richtige war, wird die künftige Forschung ergeben.

Inwieweit es gelungen sein sollte, den ungeheuren Stoff der verschiedenartigen biologischen Disziplinen, der durchgearbeitet und kritisch gesichtet werden mußte, auch nur einigermaßen zu einem gleichmäßigen und geschlossenen Bilde unserer Kenntnisse vom Leben zusammenzuarbeiten, wird die Kritik zu entscheiden haben. Auf vielen Gebieten fehlte mir eigene wissenschaftliche Erfahrung, und hier war ich ganz auf die Verarbeitung der Literatur angewiesen. Diesen Mangel habe ich während der Bearbeitung oft sehr empfunden, und er ließ mir manchmal schwere Zweifel aufkommen, ob meine Kräfte der Aufgabe gewachsen seien. Ich bin mir daher selbst wohlbewußt, daß so manche Darstellung nicht nur verbesserungsfähig, sondern verbesserungsbedürftig ist, und ich bitte die Fachgenossen, mich auf Fehler, wichtige Auslassungen, wünschenswerte Verbesserungen hinzuweisen. Ich werde solche Hinweise dankbar berücksichtigen.

Bei der Zusammentragung und Sichtung des Stoffes wurde in der Regel auf die Originalarbeiten zurückgegangen. Doch möchte ich auch dankbar die vielfache Hilfe und Förderung hervorheben, die ich den Versuchen meiner Vorgänger, sowie den zusammenfassenden Darstellungen größerer oder kleinerer Teilgebiete der Biologie verdanke.

Das Buch konnte mit einer großen Anzahl neuer Abbildungen ausgestattet werden, die ich alle Herrn Dr. Bělař verdanke. Beim Lesen der Korrekturen unterstützten mich die Herren Dr. Jollos und Dr. Bělař, sowie meine Frau, denen ich hiermit meinen besten Dank ausspreche. Nicht zuletzt gebührt mein Dank dem Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, der bereitwillig meine Wünsche erfüllte und dafür Sorge trug, daß das Buch in der vorliegenden guten Ausstattung erscheinen konnte.

Neapel, November 1924.

Max Hartmann.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Seite

A. Vorbemerkung 1
B. Die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften 3
C. Methodologie der biologischen Wissenschaften 5
D. Begriff und Umfang der allgemeinen Biologie 11

I. Abschnitt.

Die Zelle, das Grundelement des Lebens.

A. Einleitung. Zelle und Energide 19
B. Die chemischen Eigenschaften der Zelle 27
1. Chemische Elemente der Zelle 28
2. Die chemischen Verbindungen der Zelle 30
a) Eiweißkörper 31
b) Kohlehydrate 33
c) Fette 34
d) Wasser und Salze 35
C. Die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas 36
1. Spezifisches Gewicht 36
2. Der Aggregatzustand 37
3. Kolloidale Natur 44
4. Osmotische Eigenschaften 49
D. Morphologie der Zelle 54
1. Form und Größe der Zelle 54
2. Cytoplasma 55
a) Zellhaut, Ekto- und Entoplasma, Vakuolen und Saftraum 55
b) Feinstruktur des Protoplasmas 59
3. Kern 67
a) Strukturanalyse der Kerne 67
b) Haupttypen der ruhenden Kerne 73
c) Kernlose Zellen? 76
d) Chromidien 79
4. Chromatophoren 81
5. Centrosom 85

II. Abschnitt.

Statik.

A. Äußere statische Organellen 87
1. Pellicula 87
2. Schalenbildungen und Zellwände 90
B. Innere statische Organellen 99
C. Die Statik komplexer vielzelliger Systeme 112

III. Abschnitt.

Dynamik.

Seite

A. Kontraktionsbewegungen 119
1. Bewegung durch Pseudopodien 119
a) Phänomenologie der Pseudopodienbewegung 120
b) Theorie der Pseudopodienbewegung 131
2. Bewegung durch Undulopodien, Flimmerbewegung 136
a) Bau, Statik und Genese der Flimmern 136
b) Bewegung und äußere Mechanik der Flimmern 152
c) Theorie der Flimmerbewegung 161
3. Muskelbewegung 163
a) Myoneme 163
b) Glatte Muskelzelle 171
c) Quergestreifte Muskelzelle 178
α) Bau der quergestreiften Muskelzelle 178
β) Die Vorgänge der Kontraktion 183
γ) Die chemischen und energetischen Vorgänge der Muskelkontraktion 185
δ) Theorie der Muskelbewegung 190
B. Indirekte Bewegungen 191
1. Gleitbewegung 191
2. Bewegung durch Veränderung des spezifischen Gewichtes 195
3. Bewegung durch Veränderung des Turgors 198
C. Bewegungsvorgänge vielzelliger Tiere 198

IV. Abschnitt.

Stoffwechsel.

A. Stoffaufnahme 205
1. Stoffaufnahme durch Osmose 206
2. Aufnahme fester Nahrungskörper 208
B. Baustoffwechsel 213
1. Assimilation der Mineralbestandteile 213
2. Assimilation des Kohlenstoffes und der strahlenden Energie bei der autotrophen Pflanze. Photosynthese 217
a) Methodik 218
b) Chromatophoren und Chlorophyll 220
c) Kohlensäure; Assimilationsquotient 222
d) Assimilate 223
e) Temperatur 224
f) Licht 225
g) Verlauf und Theorie der Kohlensäureassimilation 227
h) Ausbeute 232
3. Die Kohlensäureassimilation ohne Licht und ohne Chlorophyll. Chemosynthese 233
4. Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze 237
a) Assimilation des Bodenstickstoffes der grünen Pflanze 237
b) Assimilation des Luftstickstoffes durch die Leguminosen 239
c) Assimilation des Luftstickstoffes durch Bodenbakterien 241
5. Assimilation der heterotrophen Pflanzen und der Tiere 242
C. Betriebsstoffwechsel 249
1. Atmung 250
2. Gärung 256
D. Komplexe Stoffwechselvorgänge vielzelliger Organismen 260

Literaturverzeichnis und Register werden am Schlusse des II. Teiles folgen, der den Formwechsel und die Reizerscheinungen enthält. Derselbe ist in Vorbereitung und soll im Laufe des nächsten Jahres erscheinen.

Einleitung.

A. Vorbemerkung.
B. Die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften.
C. Methodologie der biologischen Wissenschaften.
D. Begriff und Umfang der allgemeinen Biologie.

A. Vorbemerkung.

> Ins Innere der Natur dringt Beobachtung und Zergliederung der Erscheinungen, und man kann nicht wissen, wie weit dieses mit der Zeit führen kann. Kant, Krit. Rein. Vern.

Dieses hoffnungsvolle optimistische Wort wollen wir an die Spitze dieser Ausführungen stellen. Es soll das Leitmotiv sein, unter dem diese Vorlesungen stehen. Wenn wir uns hier auf ein Wort des großen Kritikers berufen, so ist damit schon gesagt, daß wir nicht einem blinden, dogmatischen Optimismus huldigen wollen, wie er in der biologischen Literatur, besonders der populären, leider so viel vertreten wird. Sehen wir doch nur zu häufig, wie luftige hypothetische Anschauungen in solchen Werken nicht nur zum Ausgangspunkt weittragender biologischer Ausblicke gemacht, sondern geradezu als Grundlage für Weltanschauungsfragen benutzt werden. Gerade der Name Kants möge als Bürge dienen, daß wir auch bei den weitgehendsten Folgerungen uns stets der Grenzen und Grundlagen, sowie der Gültigkeit der Aussagen wohl bewußt bleiben wollen. Aber ebenso wie wir uns von einem blinden Optimismus fernzuhalten suchen, wollen wir auch nicht in einen unfruchtbaren Skeptizismus verfallen. Denn gerade die kritische Besinnung verlangt einerseits die bescheidene Einsicht des Nicht-Wissens und der Lücken der Erkenntnis auf so vielen biologischen Gebieten, andererseits aber auch die Anerkennung der Möglichkeit eines zukünftigen Wissens und somit die hoffnungsvolle Zuversicht auf den Fortschritt der Erkenntnis; denn man kann in der Tat nicht wissen, wie weit diese mit der Zeit gehen werde.

Biologie, biologische Ergebnisse und Begriffe spielen in dem heutigen Geistesleben eine außerordentliche Rolle. Gibt es doch heute kaum ein Gebiet, nicht nur der Natur-, sondern auch der Geisteswissenschaften, das nicht mit biologischem Denken durchsetzt wäre und das nicht mit biologischen Begriffen operierte. Geisteswissenschaften, wie Geschichtswissenschaft, Soziologie und Nationalökonomie, ja auch die „Königin der Wissenschaften", die Philosophie, die zu früheren Zeiten ihre Orientierung lediglich an der Hand der physikalischen Wissenschaften gesucht und gefunden hatte, stehen heute unter dem Banne

biologischer Gedankengänge und zwar in einer Weise, daß Rickert mit Recht geradezu von einer „biologischen Modeströmung“ in der neueren Philosophie spricht.

Bei dieser Sachlage liegt es nahe, nach den Gründen zu suchen, die der Biologie eine solche Rolle im Geistesleben der Gegenwart verschafft haben. Äußerlich wird hierfür wohl in erster Linie der Siegeszug des Entwicklungsgedankens die Veranlassung sein, dem Darwin durch seine epochemachende Leistung zum Durchbruch verholfen hat. Aber letzten Endes dürften die Gründe doch in der Vielseitigkeit und Vielgestaltigkeit der Biologie als Wissenschaft liegen, die sich ja erst im letzten Jahrhundert als solche entwickelt hatte. Wenn wir die Biologie nach ihrem sachlichen und logischen Inhalt sowie nach ihren Methoden prüfen, so tritt uns die überraschende Tatsache entgegen, daß sie nicht nur verschiedene Prinzipien zugleich enthält, die wir in sonstigen Naturwissenschaften allein oder wenigstens vorherrschend anzutreffen gewohnt sind, sondern auch noch Prinzipien und Methoden der Geisteswissenschaften, speziell der Geschichte und der Psychologie. In Anbetracht dieser Vielseitigkeit erscheint es uns zweckmäßig, zunächst eine kurze Betrachtung über die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften sowie eine Erörterung ihrer methodologischen Grundlagen vorauszuschicken. Eine solche Erörterung wird uns aber zugleich die Möglichkeit geben, eine schärfere Festlegung des sachlichen und logischen Inhaltes einer allgemeinen Biologie darzulegen, die in einem weiteren Absatz behandelt werden soll. Ein anderer Abschnitt dieser Einleitung sollte schließlich den erkenntnistheoretischen Grundlagen, der erkenntnistheoretischen Begründung der Biologie als Wissenschaft gewidmet sein. Aus didaktischen Gründen jedoch wird derselbe erst am Schluß des Buches folgen, wenn der Leser die Ergebnisse und Probleme der allgemeinen Biologie, sowie deren Behandlung und Stellungnahme in diesem Buche bereits kennen gelernt hat. Es mag vielleicht auf den ersten Blick scheinen, als ob eine derartige Erörterung in einem Buche über eine spezielle Naturwissenschaft, wie es die Allgemeine Biologie doch ist, ein Fremdling wäre. Und doch macht die Vielgestaltigkeit der biologischen Probleme, ihr Übergreifen in andere Wissenschaftsgebiete, nicht zuletzt in das der Psychologie, es zur Notwendigkeit, sich über die philosophischen und erkenntnistheoretischen Grundlagen klar zu werden, zumal wenn wir bedenken, wie oft biologische Ergebnisse in geradezu entgegengesetzter Weise von philosophierenden Naturforschern wie von naturwissenschaftlich geschulten Philosophen ausgenützt werden. Sehen wir doch die paradoxe Tatsache, daß philosophisch extremste Standpunkte, wie der Materialismus eines Haeckel und Spencer, der Positivismus eines Ernst Mach und Verworn und der Idealismus eines Georg Simmel und Henri Bergson in gleicher Weise sich auf biologische Ergebnisse berufen.

Die Tatsache, daß der Mensch einerseits das erkennende Subjekt und somit der schöpferische Erzeuger aller Wissenschaft ist, und daß er andererseits, als Glied der Natur, ein Objekt der biologischen Wissenschaft darstellt, läßt uns um eine solche erkenntnistheoretische Erörterung gar nicht herumkommen. Auch der Biologe und Studierende der Biologie muß sich bewußt werden, daß die Gewinnung wissenschaftlich-biologischer Erfahrungen und Erkenntnisse logische Gesetzmäßigkeiten zur Voraussetzung hat, daß zur Erforschung der Natur nicht nur Beobachtung, sondern auch Denken gehört.

B. Die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften.

Man teilt in der Regel die Naturwissenschaften ein in die exakten oder erklärenden — die physikalischen Wissenschaften und die Chemie — und in die beschreibenden Naturwissenschaften — die Mineralogie, Kristallographie, Zoologie, Botanik usw. Eine derartige Einteilung ist ungenügend und wird dem sachlichen und logischen Inhalt der einzelnen naturwissenschaftlichen Disziplinen in keiner Weise gerecht. Genau betrachtet, gibt es überhaupt keine rein beschreibenden Naturwissenschaften. Das Ziel aller Naturwissenschaften ist letzten Endes nicht nur eine Beschreibung und Ordnung, nicht eine Katalogisierung, sondern eine Rationalisierung der Erscheinungswelt. Eine derartige Rationalisierung ist bisher nur in der Physik in größerem Maße möglich gewesen und vielleicht überhaupt nur hier möglich. Die Physik befaßt sich mit den Vorgängen in der Welt und sucht diese Vorgänge in ein System von logischen Gesetzen zu bringen, die gewissermaßen zeitlos und unindividuell sind. Nicht der einzelne, in Raum und Zeit sich findende Naturkörper bildet den Inhalt der Physik, sondern das Geschehen, das sich nicht an bestimmten Körpern in bestimmten Zeitabschnitten abspielt, vielmehr jederzeit und an jedem Orte bei gegebener Konstellation in Erscheinung tritt. Sie ist also reine Gesetzeswissenschaft, die die Vorgänge der einzelnen Körper auf dynamische Kraftprozesse kausal zurückführt. Sie allein hat, streng genommen, reinen „nomothetischen" Charakter im Sinne von Windelband, den dieser jedoch allen Naturwissenschaften zuschrieb gegenüber den individualisierenden „idiographischen" Kultur- oder Geisteswissenschaften. In diesem Sinne ist die Physik die elementare Allgemeinwissenschaft der Erscheinungswelt, die allen übrigen naturwissenschaftlichen Disziplinen als Grunddisziplin gegenübergestellt werden muß. Und man kann die übrigen Naturwissenschaften alle zusammen „idiographische" oder systematische Wissenschaften nennen, denn nicht nur die Geisteswissenschaften haben diesen idiographischen Charakter, wie Windelband und Rickert meinten, sondern er kommt auch allen Naturwissenschaften außer der Physik zu, wie schon Driesch hervorhob. Ist es ihre Aufgabe doch, „ein einzelnes mehr oder minder ausgedehntes Geschehen von einmaliger, in der Zeit begrenzter Wirklichkeit zu voller und erschöpfender Darstellung zu bringen". Aber allen diesen Wissenschaften kommt noch ein weiteres Charakteristikum zu. Nicht nur mit einem Geschehen — wenn auch an individualisierten Körpern — haben sie es zu tun, sondern es ist zugleich ihre Aufgabe, diese individualisierten, spezifischen Naturkörper in ein ordnungschaffendes System zu bringen. So ist die Chemie nur insoweit Gesetzeswissenschaft, als sie physikalischen Inhalt hat, und ihr hervorstechendstes Merkmal ist auf der anderen Seite ihr idiographisch-systematischer Charakter. Sie ist Ordnungswissenschaft, die körperliche Systeme von relativer Stabilität zur Voraussetzung hat, die in ein gewisses System, das letzten Endes natürlich ebenfalls rein rationalen Charakter besitzen soll, gebracht werden.

Der rationale Charakter der einzelnen idiographischen Naturwissenschaften ist bei den verschiedenen Disziplinen ein außerordentlich verschiedener; er kann so minimal sein, daß man bei den biologischen

Systemen z. B. nur sehr wenig davon zu erkennen vermag. Am weitesten getrieben ist die rationale Systematik der Chemie, wo die umwälzenden Ergebnisse der modernen Atomtheorie geradezu die Aussicht eröffnet haben, daß dieses rationale idiographische System, dem infolge seines idiographischen Charakters immer eine gewisse Irrationalität innewohnt, in eine rationale Dynamik umgewandelt werden kann. Die körperlichen individualisierten Systeme (die Atome) werden durch das Bohrsche Atommodell in dynamisches Geschehen (also rein nomothetisch) aufgelöst. Auch in der Kristallographie haben wir ein glänzendes Beispiel einer rationalen Systematik, die durch die epochemachenden Ergebnisse der durch v. Laue inaugurierten Erforschung der Kristallstruktur ihre sichere nomothetische Grundlage erhalten hat.

Die Biologie dagegen ist von einem rationalen System noch weit entfernt. Was die biologischen Ordnungssysteme in erster Linie gegenüber den sonstigen naturwissenschaftlichen Systemen auszeichnet und sie von andern beschreibenden Naturwissenschaften, wie Mineralogie, Chemie, Kristallographie, fundamental zu trennen scheint, ist ihr ausgesprochen historischer Zug. Chemie, Mineralogie und Kristallographie haben es zwar auch mit individualisierten Körpern zu tun, jedoch mit Körpern, die in der Regel jederzeit auf- und wieder abgebaut werden können. Der Chemiker und der Kristallograph kann sich die Objekte seiner Forschung vielfach selbst in dem Laboratorium herstellen, der Biologe kann das nicht. Seine Objekte haben bei aller Veränderlichkeit, bei allem Wechsel des Geschehens, der sich auch in ihnen abspielt, in viel auffallenderer Weise als die Objekte der Chemie und der Kristallographie, einen zeitlich stabilen Charakter, und zwar deshalb, weil die biologischen Körper völlig historisch bedingt sind und stets nur aus Körpern ihrer Art hervorgehen. Natürlich gibt es auch andere Naturwissenschaften, die historische Momente enthalten. Es sei nur an die Geologie und die Astronomie erinnert. Aber gerade diese Wissenschaften sind Beispiele, wie hier das Geschichtliche auf nomothetisches Geschehen zurückgeführt werden kann, während wir in der Biologie trotz des großen und fruchtbringenden Versuches Darwins von einem nomothetischen rationalen Verständnis des Historismus des biologischen Systems noch himmelweit entfernt sind.

Wenn auch die biologischen Wissenschaften in so ausgesprochenem Maße zunächst als idiographische, und zwar idiographisch-historische Wissenschaften erscheinen, so tragen sie doch auf der anderen Seite in fast noch aufdringlicherer und stärkerer Weise als die meisten anorganischen idiographischen Naturwissenschaften zugleich den Stempel nomothetischen Geschehens. Denn während die Körper der Mineralogie und Chemie meist oder vielfach eine starke Stabilität aufweisen, zeigen die biologischen Systeme einen auffallenden, ständigen Wechsel des Geschehens. Die scheinbar stabile Gestalt eines organischen Naturkörpers ist nur möglich und wird nur erhalten durch den fortgesetzten Strom des Stoff- und Kraftwechsels, der ihn durchzieht ohne einen Moment des Stillstandes. Und damit ist es verständlich, daß auch schon sehr früh die nomothetische Forschungsrichtung, die Erforschung des Stoff- und Kraftwechsels durch die Physiologie in der Geschichte der biologischen Wissenschaften eingesetzt hat.

Die nomothetische Forschungsrichtung hat sich aber in neuerer Zeit auch auf Gebiete der Biologie ausgedehnt, die früher aus-

schließlich die Domäne der idiographisch-systematischen wissenschaftlichen Betätigung bildeten, die Morphologie, die Form und den Formwechsel. Durch planmäßige Anwendung der kausalanalytischen Forschung und der experimentellen Methoden (darüber siehe Näheres im folgenden Abschnitt) auf die Probleme der Form und des Formwechsels, die auf tierischem Gebiet W. Roux inauguriert hat, wurden nun auch diese Gebiete vom kausalen Denken erfaßt. Die biologischen Wissenschaften gehen nun nicht mehr nur darauf aus, die reiche Formenmannigfaltigkeit der Lebewesen und ihrer Teile durch vergleichende Beobachtung in Ordnungssysteme einzugliedern, sondern sie sind mit Erfolg bemüht, die kausalen Gesetzmäßigkeiten, die die Formen und den Formwechsel bedingen, zu ermitteln.

So können wir zusammenfassend sagen, die Biologie ist nomothetische Wissenschaft, sofern sie die stationären Prozesse an ihren scharf individualisierten Formen auf physikalische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen sich bemüht und den weiten Umfang der Vorgänge des Formwechsels kausal zu analysieren sucht. Sie ist systematische Ordnungswissenschaft, indem sie die ungeheure Mannigfaltigkeit der individualisierten organischen Formen in ein ordnendes System zu bringen versucht. Dieses System hat aber nicht, wie die Systeme der Chemie und Kristallographie, rein oder selbst vorwiegend rationalen Charakter, sondern es ist in erster Linie historisch bedingt. Die Biologie ist somit sowohl nomothetische Gesetzeswissenschaft wie vergleichende Ordnungs- und idiographische Geschichtswissenschaft.

C. Methodologie der biologischen Wissenschaften.

Unsere Betrachtungen über die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften und der Wissenschaften überhaupt haben uns gezeigt, wie mannigfaltig im Gegensatz zu manch anderen naturwissenschaftlichen Disziplinen die wissenschaftlichen Prinzipien der biologischen Wissenschaften sind. Da erhebt sich die Frage, auf welchen logischen Grundlagen diese verschiedenen wissenschaftlichen Richtungen in der Biologie beruhen, ob sie als Erkenntnisquellen gleichberechtigt nebeneinander hergehen und bestehen oder, ob der einen nur eine primitive vorbereitende Funktion im Wissenschaftsbetriebe zukommt, die später durch die andere, die sich dadurch als übergeordnete Erkenntnisquelle ausweist, eventuell abgelöst werden kann.

Zwei Arten von Urteilen sind es, die ganz allgemein wissenschaftliche Erkenntnis vermitteln, die Induktion und die Deduktion. Wenn man auch in gewissem Grade die Wissenschaften in induktive und deduktive unterschieden hat und unterscheiden kann, so läßt sich doch nachweisen, daß in dem Betriebe der lebendigen Wissenschaften, speziell der Naturwissenschaften, stets beide Methodenmomente sich aufs innigste durchdringen. Auch die Geometrie ist keine rein deduktive Wissenschaft (abgesehen von der Euklidischen Geometrie), und die sogenannten induktiven Naturwissenschaften sind erst recht nicht rein induktiven Charakters, im Gegenteil, je weiter eine naturwissenschaftliche Disziplin fortgeschritten ist, einen je größeren Grad von Exaktheit sie erreicht hat, eine um so größere und vor allem sicherere Rolle spielt die Deduktion, ein um so stärker festgelegtes und

eingefügtes Glied bildet sie in der wissenschaftlichen Arbeit. Ja nach dem Grad der festen Einfügung des deduktiven Gliedes in den Schluß lassen sich zwei verschiedene Arten von Induktion unterscheiden, die reine oder generalisierende und die exakte Induktion (B. Bauch), welch letztere die eigentlich induktive oder analytische Methode darstellt. Erstere ist die Induktion von Aristoteles (und Bacon), letztere die Galileis.

Diese beiden Arten der Induktion bilden auch die logischen Grundlagen der zwei Hauptforschungsrichtungen und Methoden in der Biologie, der sogenannten vergleichenden und der experimentellen Methode. Letztere treibt ausgesprochen nomothetische Forschung, erstere strebt zwar auch danach, Gesetzmäßigkeiten zu ermitteln, muß sich jedoch meist mit der Aufstellung bestimmter Gruppenzusammenhänge, klassifikatorisch-systematischer Ordnungstypen begnügen (vergleichende Morphologie, Systematik). In neuerer Zeit, nach Aufkommen der experimentellen Morphologie, haben sich die Jünger dieser beiden Richtungen vielfach heftig bekämpft, ein höchst müßiges Unterfangen, da beide Richtungen gleich wichtige und unentbehrliche Forschungsprinzipien für die Biologie darstellen und keine die andere zu entbehren vermag, wie uns das bei der Behandlung der verschiedensten Probleme immer wieder entgegentreten wird. Wir brauchen auf diesen Streit nicht weiter einzugehen, handelt es sich an dieser Stelle doch nur darum, die logischen Grundlagen der beiden Methoden klarzulegen.

Die reine oder generalisierende Induktion ist zunächst nur ordnungsschaffend und sagt zunächst nichts über die Gesetzmäßigkeit und Notwendigkeit der von ihr aufgewiesenen Ordnung aus. Sie sucht die Gleichheiten und Ungleichheiten an verschiedenen Gegenständen herauszustellen und bringt die verschiedenen ganzen Gegenstände (Systematik) oder Teile von ihnen (vergleichende Anatomie) in ein System von allgemeineren Begriffen. So wird z. B. aus dem Vorhandensein eines äußeren Chitinskelettes und 3 Paar gegliederter Beine auf die Zugehörigkeit der betreffenden Tiere zur Klasse der Insekten oder Hexapoden geschlossen, und aus der Tatsache, daß der Stechrüssel der Stechmücken aus einer Anzahl einzelner Glieder besteht, die den vier Paaren von Mundgliedmaßen (Mandibel, 1. und 2. Maxille) der übrigen Insekten entsprechen, wird die Homologie dieser Elemente des Stechrüssels mit den Mundgliedmaßen der übrigen Insekten abgeleitet.

So führt schon die reine Induktion zu Allgemeinbegriffen, die Ausdruck von gewissen Gesetzmäßigkeiten sind, denen aber meist nur der Wert von mehr oder minder großer Wahrscheinlichkeit, nicht der von bindender Gesetzesnotwendigkeit zukommt. Mit dieser Subsumption unter allgemeine Begriffe kommt aber schon in die reine Induktion ein deduktives Moment. Sie könnte gar nicht vom Besonderen zum Allgemeinen fortschreiten, wenn sie nicht schon ein Allgemeines, eine allgemeine innere Gesetzlichkeit voraussetzen würde. Es ist „die Voraussetzung der Begreiflichkeit der Natur“, wie Helmholtz oder „von der logischen Erkennbarkeit der Natur“, wie F. Braun das ausgedrückt hat. Mit Recht sagt Br. Bauch: „Die Induktion hat ein Allgemeines nicht bloß zum Ziele, sondern sie hat ebenso, wie die Deduktion, ein Allgemeines zur logischen Voraussetzung. Diese logische Voraussetzung eines Allgemeinen kann man in der Tat als das deduktive Moment der Induktion bezeichnen.“ In der vorausgesetzten allgemeinen

Gesetzlichkeit, die nicht nur für das anorganische Geschehen gilt, sondern auch die Lebewesen umfaßt, hat die Induktion ihr Fundament. Weil eben im subsumptions-allgemeinen Begriff zugleich ein zwischen den konkreten Tatsachen vermittelnder allgemeiner Zusammenhang vorliegt, kann die Induktion zu einem allgemeinen Merkmal fortschreiten. „Über die Bewährung der Wirklichkeit des generellen Merkmals kann aber immer nur die konkrete Tatsächlichkeit Aufschluß geben. Die Bewährung steigt in ihrem wissenschaftlichen Werte um so höher, je mehr sie sich in der Tatsächlichkeit herausstellt."

Eine strenge Gesetzesnotwendigkeit, eine absolute Gewißheit vermag aber trotzdem die generalisierende Induktion nicht zu vermitteln. Wohl gelangt man durch sie zu Sätzen von größter Wahrscheinlichkeit, ja sie vermag gerade infolge des auch bei ihr nie fehlenden deduktiven Momentes gelegentlich direkte kausale Zusammenhänge zu erschließen. So können durch rein vergleichende Methode unter Umständen komplexe Systeme kausal auf einfachere zurückgeführt werden, indem durch Vergleich ihr Aufbau und ihre Zusammensetzung aus gleichen oder verschiedenen einfacheren Systemen oder Elementen erkannt werden kann. Oder ein anderes, diesmal konkretes Beispiel: Tiere mit dem charakteristischen Fleischfressergebiß haben einen kurzen Darm, solche mit einem Pflanzenfressergebiß einen langen Darm; aus dieser vergleichenden Beobachtung hat man auf einen ursächlichen Zusammenhang dieser beiden Organe geschlossen und ihre Ausbildung mit der Art der Nahrung in Beziehung gebracht. (Spätere Experimente an Fröschen haben die Richtigkeit dieses Schlusses bewiesen, indem man durch Fleischnahrung kurze Därme, durch Pflanzennahrung lange Därme künstlich herbeiführen konnte.) Absolute Gewißheit und Gesetzesnotwendigkeit ist aber auf diesem Wege nicht zu erreichen. Denn es ist meist unmöglich, den induktiven Schluß durch alle Einzelfälle zu führen, und man kann daher nur daraus statistische Regeln von großer Wahrscheinlichkeit ableiten, die den Ausdruck in ihr verborgener, unbekannter Gesetze oder Komplexe von Gesetzen darstellen. Etwas extrem, aber doch in gewisser Hinsicht sehr treffend, hat das A. Riehl in folgender Weise ausgedrückt: „Sie kann immer nur die Summe der einzelnen Fälle ziehen und in einen Satz von empirischer Allgemeinheit zusammenfassen, was wir schon wissen, ohne zur Erkenntnis der Natur der Fälle das Geringste hinzuzufügen." „Sie liefert höchstens eine empirische Regel als Material für die Erklärung, die wir suchen, die Erklärung selbst kann sie nicht geben."

Der Siegeszug der modernen Naturwissenschaft in den letzten Jahrhunderten wäre auf Grund der generalisierenden Induktion allein jedenfalls nicht möglich gewesen. Es ist das große Verdienst von Galilei, zugleich mit der Einführung des planvollen Experimentes eine neue Art der Induktion entdeckt zu haben, die mit zwingender logischer Notwendigkeit zu kausaler Erkenntnis führt und zugleich von höchster heuristischer Fruchtbarkeit für den Fortschritt der Wissenschaft sich erwies. Er (nicht Bacon, ein dilettantischer Kopf, dem mit Unrecht die Einführung der induktiven Methode zugeschrieben wird) ist dadurch zum Begründer der neuen Naturwissenschaft geworden. A. Riehl hat den Charakter und die Bedeutung der exakten Induktion in seinem Artikel Logik und Erkenntnistheorie (Systematische Philosophie, Kultur der Gegenwart) so kurz und treffend dargestellt, daß wir nichts besseres tun können, als seine Ausführungen hier wörtlich

wiederzugeben. „Galilei setzt daher die Analyse des einzelnen Falles an die Stelle der Vergleichung der vielen oder sämtlichen Fälle derselben Art, er setzt die Analyse an Stelle der Abstraktion. Die Richtigkeit dieses Verfahrens erhellt sofort, wenn wir erwägen, daß schon jeder einzelne Vorgang in der Natur für sich genommen, das Gesetz seines Geschehens enthalten muß. Die Ermittlung dieses Gesetzes in dem einen Falle bringt also das Verständnis aller Fälle derselben Art mit sich, und die Verallgemeinerung ist hier die Folge der Erkenntnis, nicht umgekehrt die Erkenntnis eine Folge der Verallgemeinerung. Eine neue Art von Begriffen war damit gefunden, die der Gesetzesbegriffe und der wissenschaftlichen Erkenntnis eine neue Aufgabe gestellt."

„Zwar war auch dem Altertume die analytische Methode nicht unbekannt. Plato hat sie entdeckt, aller Wahrscheinlichkeit nach bei dem Versuche, gewisse geometrische Aufgaben zu lösen. In ihrer Anwendung auch auf Probleme der reinen Philosophie führt sie den Namen der „hypothetischen Begriffserörterung", den ihr wohl zuerst Zeller, mit Beziehung auf Aussprüche Platos, gegeben hat. Es handelt sich bei ihr um die Prüfung einer Annahme, die zur Lösung einer Aufgabe eingeführt wird, durch Entwicklung ihrer Konsequenzen und Vergleichung der Konsequenzen mit dem Gegebenen oder Anerkannten. Der subsumierenden Deduktion des Syllogismus ist damit eine konstruierende gegenübergestellt, und daß diese einen Fortschritt des Erkennens bewirkt, liegt am Tage."

„In der Methode Galileis ist diese Methode Platos enthalten; nur fügt Galilei einen wesentlichen Bestandteil hinzu: das Experiment. Plato prüft die theoretischen oder begrifflichen Konsequenzen seiner Annahmen wieder an Begriffen; er bleibt bei der Begriffsforschung und reinen Mathematik stehen. Galilei, der von Erfahrungen der Sinne ausgeht, wendet sein analytisches Verfahren, den „metodo risolutivo", den er den Weg der Erfindung nennt, auf Erscheinungen in der Natur an und prüft die Folgen seiner Annahme an Tatsachen der Erfahrung durch den Versuch. Dabei ist jedoch zu beachten, daß dies Tatsachen sind, die selbst erst unter Anleitung der Theorie, die durch sie geprüft werden soll, aufzufinden waren. Und wie die Erfahrung die Theorie bestätigt, so erweitert die Theorie die Erfahrung. Die Geschichte der Entdeckung und des Beweises der Gesetze des freien Falls der Körper wird für immer das Paradigma der neuen Methode bleiben. Und was dieser Geschichte ihre entscheidende Bedeutung gerade für das Studium und die Fortbildung der Logik verleiht, ist das völlig klare Bewußtsein, das Galilei von seinem Verfahren besaß. Aus Anlaß der Beobachtung, daß fallende Körper eine Geschwindigkeitszunahme oder Beschleunigung erfahren, führte Galilei „nach langen Überlegungen" zur Erklärung der Fallerscheinungen den Begriff der gleichförmig beschleunigten Bewegung ein, der Geschwindigkeitszunahme im Verhältnis der Zeit, und leitete daraus das Verhältnis der Räume zu den Zeiten ab. Nun läßt er in Gedanken die natürlich beschleunigte Fallbewegung mit der gleichförmig beschleunigten Bewegung zusammenfallen und zeigt durch den Versuch auf der schiefen Ebene, daß „das, was das Experiment den Sinnen vorführt, den erläuterten Erscheinungen durchaus entspricht", womit die Hypothese bewiesen ist, d. h. aufgehört hat, Hypothese zu sein. Die Theorie erläutert die Erscheinungen, die erläuterten Erscheinungen bewahrheiten

die Theorie. In diesem Wechselverhältnis von Erfahrung und Denken, dem Zusammenwirken, ja der Einheit von Induktion und Deduktion, besteht das Wesen der experimentellen Methode, mag es auch in verwickelten Fällen weniger leicht zu erkennen sein, als in jenem, auch durch seine Einfachheit klassischen Beispiele. — Auf das analytische Verfahren folgt das synthetische, der „metodo compositivo"; es geht von dem gedanklich wie sachlich Einfachen in der Erkenntnis, das jenes ermittelt, zu dem Zusammengesetzten, ungleich dem Verfahren der alten Wissenschaft und ihm überlegen, das von dem Allgemeinen zum Besonderen führt. Ohne Deduktion, so haben wir erkannt, ist auch eine Induktion nicht möglich. Sie ist selbst in einem wesentlichen Stadium ihres Prozesses, eine hypothetische Deduktion, eine Konjektur vermittels eines deduktiven Schlusses. Es gibt in Wahrheit nur ein Schlußverfahren in zwei Richtungen seiner Anwendung der direkten, die von den Prämissen aus zu dem Schlußsatze vorschreitet, und der umgekehrten, die von dem Schlußsatz aus zurück auf die Prämissen führt. Und wie jede inverse Operation die direkte, deren Umkehrung sie ist, zu ihrer Voraussetzung hat, so setzt auch der indirekte Rückschluß den direkten Schluß voraus. Die induktive Methode beginnt mit einem solchen Rückschluß. Wir betrachten eine zu untersuchende Erscheinung als ableitbar von gewissen Voraussetzungen und führen, geleitet von der Natur der Erscheinung, versuchsweise eine dieser möglichen Voraussetzungen ein, um sie deduktiv in ihre Folgen zu entwickeln und zu sehen, „ob die denknotwendigen Folgen unseres Bildes wieder die Bilder der naturnotwendigen Folgen des abgebildeten Gegenstandes sind". Erfahrung der Sinne als Ausgang, durch die Theorie erweiterte, experimentelle Erfahrung als Schluß: — zwischen diesen beiden Endpunkten verläuft die Induktion und die Zwischenstadien des Prozesses sind von deduktiver Natur."

Der vorstehenden Kennzeichnung der reinen und der exakten Induktion brauchen wir nur noch wenige Worte hinzuzufügen. Sowohl die generalisierende wie die exakte Induktion enthalten als wichtiges deduktives Moment eine Subsumption unter allgemeine Begriffe von zunächst hypothetischem Charakter. Daraus erhellt ohne weiteres die weittragende wissenschaftsbegründende Natur der Hypothese. Ohne Hypothese gibt es überhaupt keine Wissenschaft, sondern höchstens ein zusammenhangloses Wissen von Einzeltatsachen. Doch kann natürlich die Wissenschaft nicht bei den allgemeinen hypothetischen Begriffen stehen bleiben. Sie muß im weiteren Fortschreiten dieselben zu verifizieren suchen; das geschieht bei der reinen Induktion durch vergleichende Betrachtung weiterer Fälle, bei der exakten Induktion durch planvolle Schaffung und Prüfung eines konstruierten Sonderfalles durch das planvolle Experiment. Letztere deckt damit direkt Gesetzeszusammenhänge auf, während erstere nur indirekt solche zu erschließen vermag, sich aber in der Regel mit der Aufstellung statistischer Regeln begnügen muß[1]). Endziel aller naturwissenschaftlichen Forschung ist aber Aufdeckung von Gesetzeszusammenhängen, und somit erweist sich, wie für die anorganischen Naturwissenschaften, auch für die Biologie die exakte Induktion als die tieferschürfende und einen höheren Grad von Erkenntnis vermittelnde Methode.

1) Einer scharfen Unterscheidung von Regeln und Gesetzen, für die besonders W. Roux, der Schöpfer der Entwicklungsmechanik, immer eingetreten ist, ist aus methodologischen Gründen voll zuzustimmen.

Diese Bewertung der experimentellen Methode für die Erkenntnis schließt jedoch keineswegs eine Entwertung und Herabsetzung der generalisierenden Induktion (der vergleichenden Methode) ein und darf nicht zu einer solchen führen. Vielleicht in keiner anderen Naturwissenschaft dürfte sich eine solche Entwertung so verhängnisvoll erweisen wie in der Biologie. Die Biologie hat es mit ungeheuer komplexen Gebilden zu tun, deren letzte gesetzesmäßigen Bedingtheiten auch nicht im entferntesten heute schon erkannt werden können; vielmehr muß sich auch die direkte kausale nomothetische Forschung meist damit begnügen, die biologischen Erscheinungen auf andere, zwar einfachere, aber immer noch in sich höchst komplexe biologische Systeme zurückzuführen. Gerade eine so komplexe Wissenschaft bedarf aber in erhöhtem Maße zunächst und immer wieder der rein phänomenologischen Betrachtung und Vergleichung der einzelnen Systeme, Vorgänge usw., um auf diesem Wege zunächst einmal die Wesenszüge eines Vorganges erst herauszustellen und zu erkennen. Ehe nicht diese Arbeit geleistet ist und beim weiteren Fortschritt der Erkenntnis immer wieder geleistet wird, kann eine wirklich ersprießliche Anwendung der exakten Induktion nicht erfolgen. Man kann wohl Experimente anstellen, sogar unter Umständen planmäßig experimentieren, aber die Auswertung der durch die Experimente erhaltenen Ergebnisse ist vielfach unsicher, oft ganz unmöglich, weil die Komplexheit der Systeme nicht genügend zuvor rein phänomenologisch studiert und geklärt war, und in den Experimenten daher zum Teil völlig falsche Fragen an die Natur gestellt wurden. Bei Unterschätzung der rein phänomenologischen, generalisierend-vergleichenden Betrachtung eines Vorganges ist eben überhaupt nur zu oft die Gewinnung richtiger oder wahrscheinlicher allgemeiner Vorstellungen, also die Gewinnung fruchtbarer Hypothesen und damit auch eine richtige Problemstellung unmöglich, und das geschickteste Experiment kann dann theoretisch höchst unfruchtbar sein. „Für die erstrebte Lösung der Probleme ist die Fassung der Probleme selbst das Ausschlaggebende, für die Fassung der Probleme aber ist wiederum die Fassung des Phänomens als vorliegenden Befundes ausschlaggebend.“ Dieser treffende Ausspruch, den Nic. Hartmann für das Erkenntnisproblem geprägt hat, gilt auch für jede Einzelwissenschaft, und nicht zuletzt für die Biologie. „Denn es kommt in der Wissenschaft alles auf die richtige Fragestellung an, weil von ihr auch die Lösung abhängt“ (Br. Bauch). Konkrete Beispiele für die verhängnisvolle Wirkung der Unterschätzung der rein phänomenologisch beschreibenden Methode ließen sich aus der Geschichte der Biologie reichlich anführen. — Beide Methoden, die generalisierende und die exakte Induktion, die vergleichende und die experimentelle Methode, sie sind für die Biologie beide notwendig und nur beide zusammen gewährleisten den Fortschritt der Erkenntnis.

Zum Schluß wäre hier noch die Frage nach den logischen und methodologischen Grundlagen des Historismus in der Biologie zu erörtern. Die philosophisch vielfach diskutierte Frage, ob die Geschichte, sofern sie Geistes- oder Kulturwissenschaft ist, wissenschaftstheoretisch auf anderen erkenntnistheoretischen Grundlagen beruhe als die Naturwissenschaften, ob sie zu ihrer Begründung im Sinne von Windelband und Rickert der Wertbegriffe bedürfe, kann hier unerörtert bleiben, weil der Historismus der Biologie in diesem Sinne sicher keine Geschichtswissenschaft ist (siehe dazu das Kap. Er-

kenntnistheorie; dort wird auch die Frage, ob und inwiefern Wert- und Zweckbegriffe überhaupt für die Biologie Geltung besitzen, die Mechachanismus—Vitalismusfrage zu behandeln sein). Es kann wohl nicht zweifelhaft sein, daß, auch wenn fraglos im Historismus das Erkennen mehr auf das Einzelne, einmal in der Zeit sich abspielende gerichtet ist, die wissenschaftliche Biologie sich nicht mit der Feststellung einer historischen Tatsächlichkeit begnügt und begnügen kann, sondern daß sie vor allem die Erkenntnis der die historische Tatsächlichkeit bedingenden Gesetzmäßigkeiten erstrebt, die historische Entwicklung zu erklären verlangt, wie das Darwin mit seinem großartigen Versuch der Entstehung der Arten getan hat. Und ebensowenig kann es einem Zweifel unterliegen, daß sie sich zu diesem Zwecke nicht anders als in ihren anderen Teilgebieten und Bestrebungen nur der beiden geschilderten Methoden der Induktion, der generalisierenden und der exakten, bedienen kann und daß sie wie sonst danach streben muß, aus dem Stadium der rein induktiven Methode, auf der auch Darwins Lösungsversuch beruht, hineinzukommen in das der exakten Induktion, aus dem Stadium der hypothetischen Wahrscheinlichkeit in das der gesetzlichen Notwendigkeit.

D. Begriff und Umfang der allgemeinen Biologie.

Die vorliegenden Vorlesungen sollen in die allgemeine Biologie einführen. Da erhebt sich sofort die Aufgabe einer näheren Bestimmung, was in diesem Sinne Inhalt dieser Wissenschaft sein und wie das Gebiet begrifflich und sachlich abgegrenzt und definiert werden soll. Biologie wird hierbei ganz allgemein als die Lehre vom Leben im allerweitesten Sinne aufgefaßt, genauer als die Lehre von den Vorgängen, die sich an den lebenden Körpern abspielen. Also nicht nur die Lehre von den lebenden Körpern, von ihren morphologischen, physikalischen und chemischen besonderen Eigentümlichkeiten, durch die sie sich von den übrigen Körpern der Natur unterscheiden und auf Grund deren sich Gleichheiten und Verschiedenheiten unter ihnen selbst nachweisen lassen, ist die Biologie, sondern sie ist zugleich die Lehre von den Vorgängen, die sich an diesen Körpern abspielen. Und damit sind wir schon auf einen zentralen Punkt der Lebenslehre gestoßen. Das Leben ist nämlich zurzeit noch nicht, wie gewisse anorganische Naturkörper, z. B. Mineralien und Kristalle, durch eine bestimmte dauernde chemische Zusammensetzung und durch eine bestimmte materielle Struktur bestimmt und definierbar, sondern dazu treten bei den lebenden Körpern noch Vorgänge und Prozesse von ganz besonderer Art, die die betreffenden Körper und Systeme erst zu lebendigen stempeln, und bei deren Fehlen oder Aufhören auch nicht mehr von Leben gesprochen werden kann.

Die Körper der Chemie, Mineralogie usw. sind Systeme, die in einem stationären Gleichgewicht, einem echten chemischen Gleichgewicht sich befinden. Zwar haben wir es auch bei den lebendigen Systemen mit Körpern zu tun, die den Eindruck eines mehr oder minder dauerhaften Körpersystems hervorrufen. Und doch welch Unterschied! Hier handelt es sich keineswegs um stationäre Gleichgewichte, sondern die individuelle Dauerhaftigkeit ist in physikalisch-chemischer Beziehung nur eine scheinbare. Sie wird nur erreicht durch einen fortgesetzten

Wechsel, einen ständigen Auf- und Abbau der in ihnen sich findenden chemischen Stoffe und einen fortgesetzten Wechsel der energetischen Kräfte, es handelt sich nur um dynamische Gleichgewichte. Ein fortgesetzter Strom von Stoff- und Energiewechsel durchfließt die lebenden Systeme und hält sie in einem scheinbaren stationären Gleichgewicht. Man kann daher diese Vorgänge auch mit Jensen als stationäre Prozesse bezeichnen.

Das dynamische Gleichgewicht der stationären Prozesse in lebendigen Systemen wird aber auch gewahrt und erhalten, wenn mehr oder minder erhebliche Änderungen auf das System einwirken, Änderungen, die bei minder komplizierten leblosen Systemgebilden oft genügen, um das System als solches zu zerstören. Auf solche Veränderungen der Systembedingungen reagieren die Organismen mit bestimmten Vorgängen; die dabei zutage tretenden Erscheinungen werden meist als Reizerscheinungen bezeichnet. Die Reizerscheinungen stehen somit direkt in Beziehung zur Erhaltung des Systemgefüges, sie dienen der Erhaltung des Ganzen. Mit Jensen kann man auch einfach von physiologischen Schwankungen der stationären Prozesse reden. Durch sie sind die Lebewesen in hohem Maße erhaltungsfähig und können sich selbst bei starkem Wechsel der Bedingungen weitgehend an Änderungen der Systembedingungen „anpassen".

Aber abgesehen von den physiologischen Schwankungen ist dieses dynamische Gleichgewicht selbst nur scheinbar stationär; denn mit dem Stoff- und Kraftwechsel vollziehen sich irreversible Veränderungen an den Systemen, sogenannte fortschreitende Veränderungen, die wir ganz allgemein als ontogenetische und phylogenetische Entwicklung oder besser als Formwechsel bezeichnen.

Diese drei Gruppen von Vorgängen: der Stoff- und Energiewechsel, die Reizerscheinungen und der Formwechsel sind es, in die man die Lebensprozesse zusammenfassen kann und die sich als charakteristisch für alles Leben hinstellen lassen.

Ehe wir uns jedoch mit einer näheren Charakterisierung derselben beschäftigen, seien noch einige Bemerkungen über die Unterscheidbarkeit und Definierbarkeit der lebendigen Systeme in chemischer, physikalischer und morphologischer Hinsicht gegenüber den leblosen und anorganischen Systemen vorausgeschickt. Die lebendigen Systeme sind, wie allgemein bekannt, durch ihren Besitz an hoch komplizierten organischen Verbindungen, vor allen Dingen Eiweißkörpern, gegenüber den anorganischen Systemen ausgezeichnet. Wenn wir aber daran gehen wollen, lebendige Körper und leblose Körper chemisch zu unterscheiden, so kommen wir mit chemischen Definitionen zu keinem Ergebnis, da es zurzeit nicht möglich ist, in chemischer Beziehung Unterschiede zwischen einem lebenden und einem leblosen Organismus festzustellen. Und selbst die Unterscheidung lebender oder lebloser Körper von anorganismischen Körpern, die uns auf den ersten Blick so leicht und sicher erscheint, läßt sich bei tieferem Zusehen nicht prinzipiell durchführen. Denn der Chemiker vermag im Laboratorium chemische Körper aufzubauen, die mit den wichtigen in der lebenden Zelle vorkommenden organischen Körpern, wie Kohlehydraten, Eiweißkörpern usw., völlig gleich sind, die aber kein Leben zeigen. Eine chemische Charakterisierung und Abgrenzung der lebendigen Systeme ist mithin bei dem heutigen Stand der Forschung nicht möglich.

Noch weniger können prinzipielle physikalische Unterschiede der lebendigen Systeme gegenüber anorganischen Systemen aufgezeigt werden. Die lebenden Systeme sind Körper von kolloidaler Natur, die in dieser Hinsicht alle Eigenschaften mit leblosen und anorganischen Kolloiden gemeinsam aufweisen, und gerade die Erforschung der kolloidalen Eigenschaften der Materie in den letzten zehn bis zwanzig Jahren hat ja über viele scheinbare Besonderheiten der lebenden Systeme überraschende Aufklärung gebracht. Nur wenn die Biologie statt wie jetzt am Anfang der nomothetischen Forschung zu stehen, bereits am Ende ihrer Forschungsziele angelangt wäre, wenn die gesamten ineinandergreifenden physikalischen und chemischen Zusammenhänge im lebenden Organismus bekannt wären, könnte vielleicht heute eine zutreffende physikalische und chemische Definition des Lebens gegeben werden.

Es bleiben noch die morphologischen Unterschiede zu erörtern. Hier besteht, so scheint es, ein so fundamentaler, handgreiflicher Unterschied zwischen den lebenden und anorganischen Systemen, daß man geneigt ist, anzunehmen, die lebenden Systeme seien durch ihre morphologischen Eigentümlichkeiten prinzipiell leicht und sicher zu kennzeichnen. Ein Wirbeltier, ein Fisch, ein Insekt oder eine Blütenpflanze usw. sind morphologische Gebilde von so typischer, scharf zu charakterisierender Art, daß es hier natürlich leicht erscheint, derartige Systeme von anorganischen zu unterscheiden. Aber auch die Morphologie führt nicht ohne weiteres zum Ziele, denn es gibt Tiere, wie die Amöben, die von irgendeinem kolloidalen Flüssigkeitsgemische morphologisch nicht oder kaum zu unterscheiden sind, und es gibt Pflanzen wie kleine Bakterien, die sich selbst von minimalsten Körnchen oder Tröpfchen, wie sie in dispersen Systemen (Kolloiden) verteilt sich finden, nicht unterscheiden lassen. Somit versagt auch scheinbar die allgemeine morphologische Charakterisierung.

Und doch gibt es Etwas, das in morphologischer Hinsicht sämtlichen lebendigen Systemen, Tieren, Pflanzen und den Protisten (niederste Urtiere und Urpflanzen), so außerordentlich verschieden sie auch (gerade in morphologischer Hinsicht) erscheinen, in gleicher Weise zukommt, das sie alle gemeinsam haben, d. i. ihre Zusammensetzung resp. ihr Aufbau aus sogenannten Zellen. Alle lebenden Systeme sind entweder aus einer großen Anzahl unter sich verschiedenartig differenzierter Zellen zusammengesetzt, wie die höheren vielzelligen Tiere und Pflanzen, oder sie bestehen, wie die einzelligen Tiere und Pflanzen, die Protisten, aus einer einzigen Zelle. Eine Zelle ist ein Klümpchen eines stark eiweißhaltigen, vorwiegend flüssigen Substanzgemisches, des Protoplasmas, mit einer bläschenförmigen Differenzierung im Innern, dem Kern oder Nucleus[1]). In dem Aufbau aus Zellen haben wir die alle Organismen verbindende, einheitliche morphologische Struktur, das morphologische Prinzip, das allein die lebendigen Systeme von den anorganismischen Systemen scharf und sicher zu charakterisieren und unterscheiden gestattet. Die lebendigen Systeme lassen sich mithin definieren als körperliche Systeme, die aus einer bis vielen tausenden von Zellen bestehen, an denen sich

1) Auf gewisse Einschränkungen, die diese Definition der Zelle erleiden muß, sowie auf die Einwendungen, die man gegen die Zelltheorie erhoben hat, wird in dem Abschnitt über die Zelle näher eingegangen werden.

die schon erwähnten drei Gruppen von Vorgängen, die stationären, der Stoff- und Energiewechsel, die physiologischen Schwankungen dieser stationären Prozesse (Reizerscheinungen) und die fortschreitenden Prozesse, der Formwechsel, abspielen. Durch die Tätigkeit der Zellen, vor allem durch ihr verschiedenartiges Zusammenwirken in Systemen höherer Ordnung (vielzelligen Organismen) kommt jene wunderbare Welt mannigfaltigster und kunstvollster Formen der Natur zustande, die wir Organismen nennen, jene körperlichen Systeme, die so vielseitige und meist so rätselhafte Leistungen zu vollbringen vermögen.

Nachdem wir nun zu einer vorläufigen schärferen Definition der lebendigen Körper und des Lebens gekommen sind, wollen wir die drei Gruppen von Vorgängen, die für sie charakteristisch sind, noch etwas eingehender besprechen. Die erste Gruppe bilden die sogenannten stationären Vorgänge, wie sie Jensen genannt hat, die Vorgänge des Stoff- und Energiewechsels. Sie sind besonders bei höheren Tieren außerordentlich auffallend; denn jede genauere Betrachtung zeigt hier, daß zwar ein solcher Organismus in seinem chemischen, in seinem physikalischen und in seinem morphologischen Zustand mehr oder minder dauernd erhalten bleibt, daß diese Erhaltung aber nur möglich ist, wenn ständig Stoffe und Energien dem System zugeführt werden und in verändertem Zustand es wieder verlassen. So kann, wie jedermann weiß, ein höheres Tier, wie ein Säugetier, seinen Körper und die in ihm herrschenden Systembedingungen nur im Gleichgewicht erhalten, wenn es Nahrung aufnimmt, die im Körper umgewandelt wird, und von der Teile wieder ausgeschieden werden. Ohne neue Zufuhr würde sich das System selbst zersetzen und zugrunde gehen. An Wärmeenergie gibt z. B. ein Mensch innerhalb von 24 Stunden etwa 2000 Kal. nach außen ab; ohne entsprechende Zufuhr würde das System sich also bald verbrauchen und zersetzen. Die aufgenommenen, zum Stoff- und Energiegleichgewicht notwendige Nahrungsmenge in Gestalt von chemischer Energie ist etwa auch einer Wärmemenge von 2000 Kal. äquivalent.

Im Hinblick auf diesen ständigen Stoff- und Energiewechsel kann man natürlich den stationären Zustand eines lebendigen Systems nicht nach Art eines chemischen Gleichgewichts auffassen, sondern es kann sich nur um ein dynamisches Gleichgewicht zwischen vorwiegend irreversiblen chemischen Prozessen handeln. Man hat daher vielfach den Organismus mit einer Gasflamme von bestimmter gleichmäßiger Form verglichen. Auch bei einer solchen Gasflamme wird diese bestimmte Form der Flamme nur dauernd erreicht durch ein fortgesetztes Umsetzen und Abströmen von Stoffen und Energien. Dazu sind in diesem Falle natürlich besondere mechanische Vorrichtungen außerhalb des Systems (der brennenden Flamme) notwendig, um die gleichmäßige Erhaltung der Prozesse durch den regelmäßigen steten Zufluß des Ersatzmaterials (Gas) zu gewährleisten. Gegenüber der Gasflamme tritt nun aber bei den lebendigen Systemen ein wesentlicher Unterschied noch hervor, der darin besteht, daß bei letzteren keine besonderen dauernden Mechanismen außerhalb des Systems für die ständige Zufuhr des Ersatzmaterials notwendig sind, sondern daß die Lebewesen aus sich heraus, ohne fremde Hilfe die für den Stoff- und Energiewechsel notwendigen Betriebsmaterialien dem System zuführen können.

Gerade hierfür spielt die erwähnte zweite Gruppe von für die Lebewesen charakteristischen Vorgängen, nämlich die physiologi-

schen Schwankungen der stationären Prozesse oder die Reizerscheinungen, eine ausschlaggebende Rolle. Sie sind eines der wichtigsten Mittel, um den lebendigen Systemen, zumal bei dem vielfachen, oft tiefgreifenden Wechsel der äußeren Bedingungen, die Erhaltung des Ganzen zu ermöglichen durch Beschaffung der Betriebsmittel einerseits, andererseits durch Angleichung des Stoffwechselgleichgewichts an veränderte Betriebsbedingungen. Wäre es mit den heutigen Mitteln der Forschung möglich, die bei den sogenannten Reizerscheinungen sich abspielenden chemischen-energetischen Prozesse völlig zu durchschauen und zu analysieren, dann wäre eine besondere begriffliche Abgrenzung dieser Gruppe von Lebensvorgängen, die durch den Begriff Reizerscheinungen zusammengefaßt werden und die, wie wir später zu zeigen haben werden, vielfach bis in die psychische Seite der höheren lebenden Systeme übergreifen, nicht notwendig. Denn dann hätten wir es in der Tat nur mit mehr oder minder geringfügigen, physiologischen Schwankungen der stationären Prozesse, also des allgemeinen Stoff- und Energiewechsels zu tun. Da wir aber zurzeit noch weit von einem derartigen Ziele entfernt sind, speziell hinsichtlich der Analyse der Reizerscheinungen bei Tieren, so ist eine besondere Abgrenzung und Betrachtung der Reizerscheinungen für das organismische Geschehen unerläßlich. Besonders dann, wenn die als Reiz dienende physiologische Änderung der stationären Prozesse an dem System als Ganzem eine Wirkung auslöst, die zunächst in keinen überblickbaren chemisch-energetischen Zusammenhang mit dem Reiz gebracht werden kann und meist eine auffällige Disproportionalität zwischen der Größe des Reizes und der Reizwirkung zeigt, sind wir gezwungen, von einer besonderen Reizbarkeit und Reizerscheinungen der Lebewesen zu sprechen. Die Reizerscheinungen tragen dadurch meist den Charakter sogenannter Auslösungen, indem die dabei zutage tretenden Energieleistungen oft das Vielfache der als Reiz dienenden Energiemenge betragen. Solche Auslösungsvorgänge sind aber bekanntlich durchaus nicht auf das Lebensgeschehen beschränkt, sondern finden sich auch in anorganischen Systemen (Explosionen, Entspannungen einer Feder usw.), wobei der Unterschied nur der ist, daß bei letzteren der energetische Zusammenhang in der Regel klar aufgezeigt werden kann, während bei jenen Auslösung und ausgelöste Wirkung meist auseinanderklaffen und die sich dazwischen abspielenden physikalisch-chemischen Vorgänge unbekannt bleiben.

Wenn man nun ein Lebewesen, z. B. eine einjährige Blütenpflanze, wie eine Sonnenblume, längere Zeit unter dauernder Beobachtung hält, so erkennt man bald — und das gilt nicht nur für unser Beispiel, sondern für jedes Lebewesen — daß die stationären Prozesse trotz den Reizerscheinungen doch nicht imstande sind, die lebenden Systeme dauernd in einem stationären Zustand zu erhalten, sondern daß mit den Vorgängen des Stoff- und Energiewechsels gleichzeitig unaufhaltbar fortschreitende Änderungen, irreversible Prozesse des ganzen Systems verbunden sind, die in Form von Entwicklungsprozessen im weitesten Sinne zutage treten. Es sind die Erscheinungen des Wachstums, der ontogenetischen Entwicklung, der Fortpflanzung und des Todes, der Befruchtung, der Sexualität und Vererbung, die sich mit unerbittlicher Notwendigkeit als fortschreitende Änderungen der lebenden Systeme bemerkbar machen. Schon Joh. Müller hatte erkannt, daß den Lebensprozessen ein rhyth-

mischer Charakter zukommt; in der ontogenetischen Entwicklung jedes lebenden Individuums, von einem Keim bis zu einem endgültigen Abschluß und der Wiederbildung neuer Keime spielt sich dieser Rhythmus ab. Aus einem tierischen Ei entwickelt sich durch fortgesetzte Zellteilungen unter ständigem Wachstum die betreffende charakteristische Form der Art; diese Form wird nun scheinbar einige Zeit stationär erhalten, aber auch hier geht die Entwicklung fortgesetzt weiter; es werden Keimzellen produziert, es finden Befruchtungsvorgänge statt und der undifferenzierte Keim entwickelt sich wieder durch die Kraft der Vererbung in derselben rhythmischen Weise, während das produzierende Individuum, sei es mit der Produktion der Keime, wie manche niedersten Formen, oder später, sich nach und nach verzehrt und dem Untergang anheimfällt.

Aber mit diesen individuellen rhythmischen Prozessen sind die Erscheinungen des Formwechsels nicht erschöpft. Denn der Rhythmus der Einzelentwicklungen wiederholt sich zwar in der Regel für längere Zeit, unter Umständen Jahrhunderte und Jahrtausende hindurch in der gleichen Weise, aber auch in dem Rhythmus als Ganzem können an irgendeinem Punkte irreversible Umänderungen auftreten, die dauernde Änderungen der inneren Systembedingungen im Gefolge haben, und so sehen wir das große Schauspiel der phylogenetischen oder Stammesentwicklung in der Lebewelt, das uns Darwin aufgezeigt und verständlich gemacht hat. Und wie in dem stets wiederkehrenden Rhythmus und der spezifischen Art der Einzelentwicklung eine Regel- und Gesetzwidrigkeit uns entgegentritt, so scheint auch die Entstehung und Entwicklung der Arten von, uns freilich unbekannten, geheimen Gesetzen beherrscht. Der sichtbare Ausdruck dieser verborgenen, aber geahnten Gesetzmäßigkeiten tritt uns in der Tatsache eines sinnvollen Systems und seiner Grundlage, der Tatsache einer vergleichenden Morphologie als Wissenschaft eindrucksvoll entgegen.

Die stationären Prozesse, der Stoff- und Energiewechsel werden heute wohl von allen Forschern in derselben Weise gedeutet wie die anorganischen chemisch-energetischen Umsätze, nämlich rein mechanistisch. Ja selbst die Reizerscheinungen, so verwickelt und kompliziert sie uns auch bei den höheren Tieren entgegentreten, können, wenn sie in der oben angedeuteten Weise als Auslösungserscheinungen physiologischer Schwankungen der stationären Prozesse mit unbekannten Innengliedern aufgefaßt werden, unbedenklich dem allgemein physikalisch-chemischen Geschehen eingegliedert werden, wenn man nur strikt und sauber von der psychischen Seite, die bei den höheren Tieren mit diesen Vorgängen verknüpft ist, völlig absieht[1]). Demgegenüber tritt uns in den Erscheinungen der Form und des Formwechsels eine solche Fülle von für die Lebewesen charakteristischen, wie es scheint, einer physikalisch-chemischen Analyse unauflösbaren Erscheinungen entgegen, daß hier scheinbar eine Grenze für die chemisch-physikalische Erforschbarkeit der Lebewesen besteht, eine Grenze, die nach der Meinung vieler Forscher unübersteigbar ist.

Wenn auch von einer physikalisch-chemischen Auflösung dieser Vorgänge zurzeit noch keine Rede sein kann, ja sogar nur ganz ausnahmsweise einmal auf diesen schwierigen Gebieten hier und da ein

1) Eine eingehende Erörterung des Verhältnisses des Psychischen zum Physischen wird später an anderer Stelle erfolgen.

kleiner Ansatzpunkt für physikalisch-chemische Untersuchungen überhaupt sich erst ergibt, so hat doch das moderne Denken der Naturwissenschaft, die Methode Galileis, durch die Einführung und Anwendung des planvollen Experimentes auch dieses Gebiet der Biologie der exakten kausalen Forschung in den letzten Jahrzehnten zu erschließen begonnen. Und wenn auch die kausale Forschung hierbei komplizierte biologische Vorgänge nur wieder auf andersartige, wenn auch vielleicht einfachere, so doch in sich immer noch stark zusammengesetzte biologische Systembedingungen bisher zurückzuführen vermag, so hat sie doch — es sei nur an die großen Fortschritte der experimentellen Vererbungslehre und der Entwicklungsmechanik erinnert — unsere kausale Erkenntnis dieser Vorgänge wesentlich erweitert und vertieft, und wir dürfen hoffen, mit Hilfe der siegreichen induktiven Methode auch noch weiter in die rätselhaften Geheimnisse des Formwechsels und der Formen einzudringen.

Mit dieser kurzen Charakterisierung der prinzipiellen wesentlichen Vorgänge haben wir nun auch die Begriffe und den Umfang der biologischen Erscheinungen gewonnen, deren Darstellung das vorliegende Werk als eine Einführung in die allgemeine Biologie gewidmet ist. Es soll unsere Aufgabe sein, die Erscheinungen des Stoff- und Energiewechsels, soweit sie allgemeiner Natur sind, d. h. soweit sich in ihnen die Wesenszüge all dieser Erscheinungen bei allen Organismen, Pflanzen, Tieren und Protisten zu erkennen geben, zur Darstellung zu bringen. Weiterhin sollen in demselben Sinne die Reizerscheinungen und nicht zuletzt die für die Lebewesen so charakteristischen Erscheinungen des Formwechsels und der Form im weitesten Sinne geschildert werden. Nicht um die Darstellung irgendwelcher Einzelprobleme der Formbildung soll es sich dabei handeln, sondern die allen Organismen oder fast allen Organismen zukommenden Komplexe von Formwechselphänomenen, die der ontogenetischen Entwicklung, der Fortpflanzung und des Todes, der Befruchtung und Sexualität, der Vererbung und Artbildung, sollen in ihren Wesenszügen zur Schilderung gelangen, und ihrer kausalen Erklärung soll nachgegangen werden.

Wir haben nun oben schon gesehen, daß die Lebewesen sich nur in morphologischer Hinsicht scharf charakterisieren und definieren lassen, und zwar durch ihre morphologische Zusammensetzung aus Zellen. All die eben erwähnten Äußerungen des Lebens geben sich in ihren Wesenszügen in erster Linie an den einzelnen Zellen kund, sei es daß die ganzen Organismen nur aus einer Zelle bestehen, oder daß die Leistung eines vielzelligen Organismus durch die Zusammenarbeit vieler Zellen zustande kommt. Und somit können wir direkt und in erster Linie, wenn auch nicht ausschließlich, die allgemeine Biologie als die Lehre des Lebens der Zellen betrachten. Denn fast alle, und gerade die wesentlichsten Vorgänge des Lebens, es sei nur erinnert an Stoffwechsel, Fortpflanzung, Befruchtung usw., sind letzten Endes Zellphänomene.

Wenn somit auch die allgemeine Biologie in dem Sinne, wie wir sie auffassen, in erster Linie Biologie der Zelle ist, so erschöpft sie sich aber doch nicht darin, zum mindesten nicht bei dem heutigen Stand der Forschung. Denn viele allgemeine Erscheinungen des Lebens, z. B. die Reizerscheinungen, sind Vorgänge allgemeiner Natur und äußern sich doch nur oder vorwiegend an dem aus Zellen zusammen-

gesetzten pflanzlichen und tierischen System als Ganzem. Daher gehören auch solche ebenfalls nur in den Systemen als Ganzem in die Erscheinung tretenden Vorgänge, wie die der Vererbung, der Variabilität, der Ontogonie, der Artbildung usw. zum Inhalt einer allgemeinen Biologie.

Zum Schluß noch einige Worte über die Gruppierung und Anordnung des Gesamtstoffes, der im folgenden behandelt werden soll. Nach den obigen Ausführungen läge es nahe, die Gesamtheit der Lebenserscheinungen einfach in drei Hauptabschnitte: Stoff- und Energiewechsel, Reizerscheinungen und Formwechsel zu behandeln. Aus rein praktischen Gründen sondern wir aber noch zwei weitere besondere Abschnitte von den drei Hauptgruppen ab, einmal die Statik, die, streng genommen, zur Formbildung gehört, und dann die Dynamik, die teils Erscheinungen des Stoff- und Energiewechsels, teils der Reizphysiologie umfaßt. Vorausgeschickt werden muß aber noch eine besondere Darstellung der Zelle und ihrer physikalisch-chemischen und morphologischen Eigenschaften als des Grundelementes des Lebens.

I. Abschnitt.

Die Zelle, das Grundelement des Lebens.

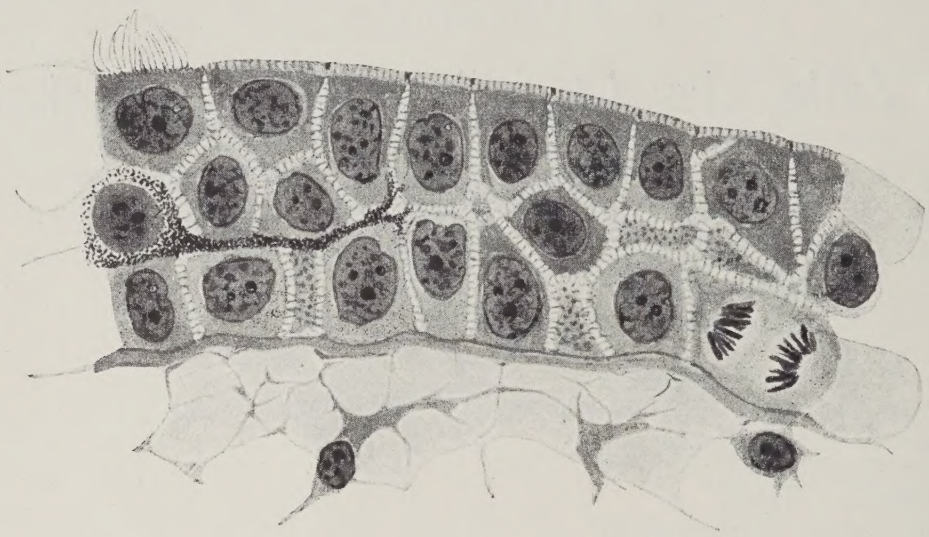
A. Einleitung. Zelle und Energide.
B. Die chemischen Eigenschaften der Zelle.
   1. Chemische Elemente der Zelle.
   2. Die chemischen Verbindungen der Zelle.
      a) Eiweißkörper.
      b) Kohlehydrate.
      c) Fette.
      d) Wasser und Salze.
C. Die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas.
   1. Spezifisches Gewicht.
   2. Der Aggregatzustand.
   3. Kolloidale Natur.
   4. Osmotische Eigenschaften.
D. Morphologie der Zelle.
   1. Form und Größe der Zelle.
   2. Cytoplasma.
      a) Zellhaut, Ekto- und Entoplasma, Vakuolen und Saftraum.
      b) Feinstruktur des Protoplasmas.
   3. Kern.
      a) Strukturanalyse der Kerne.
      b) Haupttypen der ruhenden Kerne.
      c) Kernlose Zellen?
      d) Chromidien.
   4. Chromatophoren.
   5. Centrosom.

A. Einleitung. Zelle und Energide.

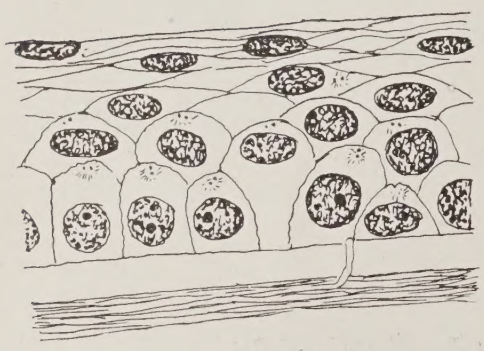
Eine der fruchtbarsten und bedeutungsvollsten Errungenschaften der biologischen Forschung des 19. Jahrhunderts war die Erkenntnis, daß alle lebenden Organismen, so mannigfaltig sie uns auch in der Natur entgegentreten, aus gleichartigen homologen Bausteinen sich zusammensetzen, den Zellen. Ein tausendjähriger Riesenbaum, z. B. eine alte Eiche, und ein mikroskopisch kleiner Pilz, ein großer Säuger und ein kleines Würmchen, ja selbst die mikroskopisch kleinsten Organismen, wie ein Bakterium oder eine Amöbe, sie stimmen alle darin überein, daß ihr Körper aus einer größeren oder geringeren Anzahl von Zellen besteht oder im einfachsten Fall, wie bei den einzelligen Tieren und Pflanzen (Amöbe, Bakterium), eine einzige Zelle darstellt (Abb. 1). Die ungeheure Mannigfaltigkeit in der Organisation eines großen Säugetieres unterscheidet sich nur durch die Zahl und die Differenzierungsarten der seinen Körper aufbauenden Zellen von einem so einfachen Organismus wie eine Alge oder eine Amöbe. Was für den Chemiker die Atome bedeuten, die Elemente, aus denen die Körper,

mit denen er es zu tun hat, bestehen oder sich zusammensetzen, das sind für den Biologen die Zellen. Sie sind die Einheiten, an denen sich das Leben abspielt. Eine wirklich einwertige Zelle, wie eine einkernige Amöbe, eine einkernige Epithel- oder Furchungszelle eines Wirbeltiers, läßt sich nicht weiter zerlegen, ohne daß das Leben zugleich vernichtet wird. Nur auf dem Wege einer natürlichen Zellteilung (Zweiteilung) ist eine Vermehrung und Zerlegung der Zelle möglich.

Der Vergleich der Zelle mit den Elementen des Chemikers läßt sich aber noch weiter führen. Die Elemente resp. Atome sind, wie die



A



B

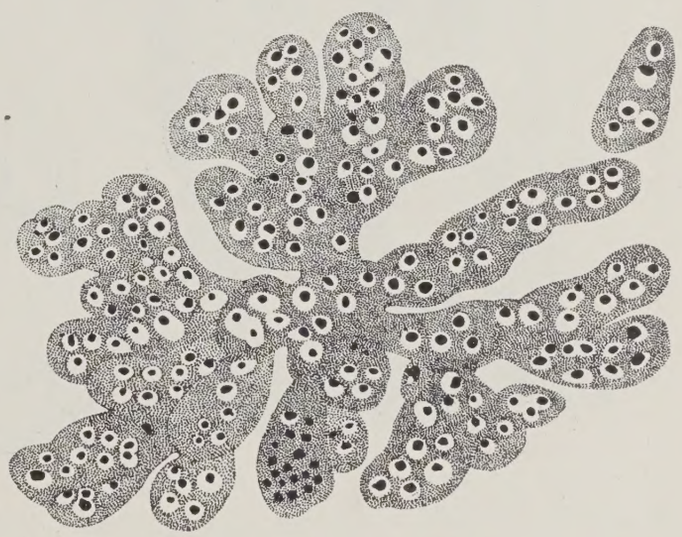
Abb. 1. Mehrschichtige Epithelien auf Vertikalschichten. A aus der Haut einer älteren *Triton*-Larve. Die Zellen sind durch Interzellularbrücken untereinander verknüpft, die in einigen angeschnittenen Zellen von der Spitze aus sichtbar sind. Zwischen den Epithelzellen eine verzweigte Pigmentzelle. Die oberflächliche Zellschicht von einem wabig gebauten Cuticularsaum bedeckt und durch Kittleisten nach außen hin abgeschlossen. Links eine Flimmerzelle. Die Epithelschicht ruht auf einer streifig gebauten Basalmembran, darunter verzweigte Mesenchymzellen. B mehrschichtiges Pflasterepithel aus der Cornea des Menschen. Die oberflächlichen Schichten flach, die mittleren polyedrisch, die Basalschicht prismatisch. In jeder Zelle ein Diplosom. (Fig. B nach W. Zimmermann.) Aus Gurwitsch, 1913.

neueste Forschung gezeigt hat, nicht die letzten Elementareinheiten der Materie schlechthin. Bauen sie sich doch ihrerseits wieder aus elementaren Bestandteilen höherer Ordnung, aus Elektronen, auf. Trotzdem sind und bleiben die Atome im alten Sinne für den Chemiker nach wie vor mit gutem Recht die Elementarbestandteile seiner Wissenschaft. Die chemischen Körper sind Elemente oder bauen sich aus Elementen auf. Freie Elektronen sind keine chemischen Körper.

In ähnlicher Weise hat auch für die Zelle die neuere Forschung gezeigt, daß sie nicht der letzte elementare Bestandteil der lebendigen Materie schlechtweg ist, daß vielmehr auch innerhalb der Zelle noch weitere elementare Bestandteile nachgewiesen werden können, die wie die Zellen selbst durch Zweiteilung sich vermehren. Es sind vor allem die

Chromosomen und die in ihnen lokalisierten Erbfaktoren oder Gene, mit denen wir uns später eingehend zu befassen haben. Wie die Elektronen nur als Bestandteile der chemischen Elemente für die chemischen Körper bedeutungsvoll sind, isoliert aber keine chemischen Systeme darstellen, so sind auch die Chromosomen und die noch höheren Elementarbestandteile, die Gene, zwar Objekte biologischer Forschung, aber nicht isoliert lebensfähige, elementare lebendige Systeme. Der lebensfähige Elementarbestandteil des Lebens, der eigentliche Elementarorganismus, ist und bleibt die Zelle.

a b



c

Abb. 2. Polyenergide Protozoen. a *Myxidium Lieberkühni* mit Pseudopodien und vielen Kernen. Nach Schröder, 1912. b *Myxobolus Pfeifferi* Thélohan, Teil eines großen Myxosporids mit radiär gestreiftem Ektoplasma, mit vielen Kernen und Stadien der Sporenbildung im Entoplasma. Vergr. 975. Nach Keyßelitz, 1908. c *Ichthyosporidum Hertwigi* Swarcewsky, vielkerniges Haplosporid. Vergr. 125. Nach Swarcewsky, 1912.

Alle Zellen nun, seien es die mannigfach differenzierten Gewebezellen höherer Tiere, wie Drüsen-, Muskel-, Nervenzellen, oder die isoliert lebenden Zellen der Protisten, bestehen aus einem Zelleib, der als Protoplasma oder Cytoplasma bezeichnet wird, und einem Zellkern (Nucleus oder Karyon), ein abgegrenzter, besonders differenzierter Bereich innerhalb des Protoplasmas, der sich durch seine Selbstteilung bei der Teilung der Zelle als autonomes Zellorganell erweist. Früher hatte man in vielen einzelligen Organismen einen besonders abgegrenzten Kern nicht nachzuweisen vermocht, und Haeckel hatte dann alle diese scheinbar kernlosen Protisten zu einer großen Gruppe der Moneren vereinigt. Von ihnen nahm man an, daß sie die einfachsten und ursprünglichsten Organismen darstellten, bei denen eine

Differenzierung in Plasma und Kern noch nicht stattgefunden habe. Aus ihnen sollten, eben durch Differenzierung eines besonderen Kernes, erst die echten Zellen und zelligen Organismen entstanden sein. Heute steht jedoch fest, daß die tierischen Moneren Haeckels durchaus keine einfachen kernlosen Protisten sind, vielmehr meist recht komplizierte, mit vielen Kernen versehene Urtiere. Auch für einen anderen Teil der früher als kernlos angesprochenen Protisten, die Hefezellen, ist der Be-

Abb. 3. Einzellige, polyenergide Alge. Habitusbild von *Caulerpa prolifera*. $^5/_6$ nat. Gr. Original von Dr. Bélař.

sitz echter Zellkerne nachgewiesen. Nur für die Bakterien und die Blaualgen oder Cyanophyceen ist die Frage noch unentschieden, ob ihnen Kerne oder kernentsprechende Elemente abgehen. Wir werden diese Frage später eingehend behandeln. In diesem Zusammenhang hat sie nur insoweit für uns Interesse, als wir hervorheben können, daß ihre Lösung, wie sie auch ausfallen mag, für die Auffassung der Zelle als Elementarorganismus belanglos ist.

Dagegen sind der Lehre der Zelle als Elementarorganismus von anderer Seite her große Schwierigkeiten erwachsen. Es gibt nämlich Gruppen von einzelligen Wesen, so Algen, wie die Siphoneen, die

Schleimpilze (Myxomyceten) und die in Fischen parasitierenden Myxosporidien, die innerhalb eines einheitlichen, ungeteilten Plasmaleibes eine große Anzahl (unter Umständen Tausende) von Kernen enthalten (Abb. 2). Auch unter den Geweben vielzelliger Tiere und Pflanzen kommen solche vielkernige Riesenzellen vor. Handelt es sich hierbei um nicht oder kaum differenzierte Plasmamassen, wie bei den Schleimpilzen und den Myxosporidien (Abb. 2), oder um einseitig, aber gleichmäßig differenzierte Gewebezellen, so sind die dadurch der Zelltheorie erwachsenen

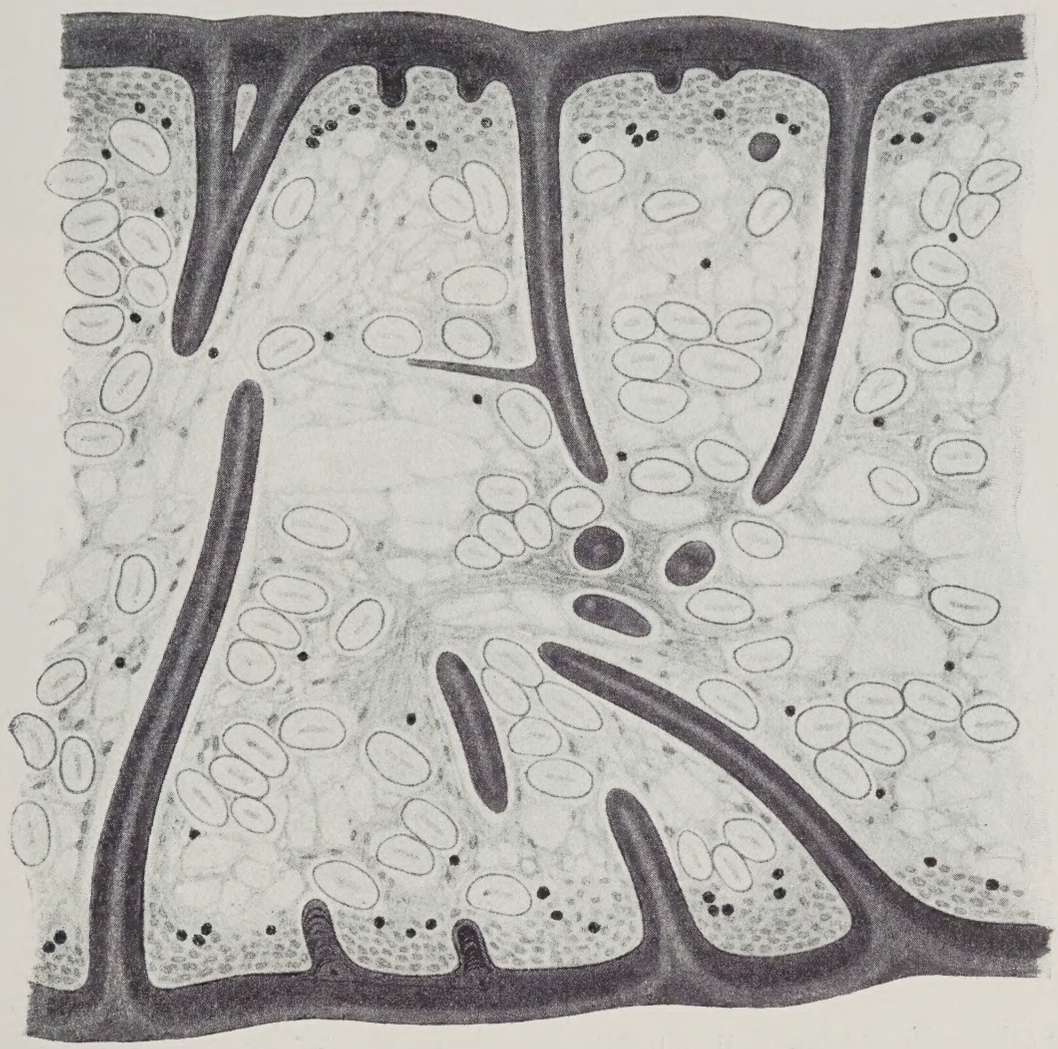


Abb. 4. Querschnitt durch ein „Blatt“ von *Caulerpa prolifera*. Von der dicken Zellmembran ziehen Septen ins Innere der einheitlichen Protoplasmamasse. An der Peripherie Chromatophoren (blaß) und kleine Kerne (dunkel), im Zentrum große Stärkekörner. Vergr. ca. 550. Original von Dr. Bélař.

Schwierigkeiten nicht so sehr erheblich. Doch treffen wir bei solchen vielkernigen Riesenzellen auch auf Formen mit weitgehender Differenzierung innerhalb der Zelle, Differenzierungen, wie sie sonst nur bei verwandten echten vielzelligen Organismen auftreten und hier nur durch das Zusammenwirken verschieden differenzierter Zellen zustande kommen. Das sehen wir besonders bei Siphoneen, die zu den höchst organisierten Grünalgen gehören und eine Gliederung in Wurzel- und Blattorgane aufweisen, also eine Organisation und Differenzierung innerhalb einer einzigen Zellmasse, wie bei echten Vielzellern (Abb. 3 u. 4). Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß ein derartiger Organismus weder

einer einzelnen Zelle einer anderen vielzelligen Grün- oder Braunalge homolog sein kann, noch einer wirklich einfachen Algenzelle, wie etwa

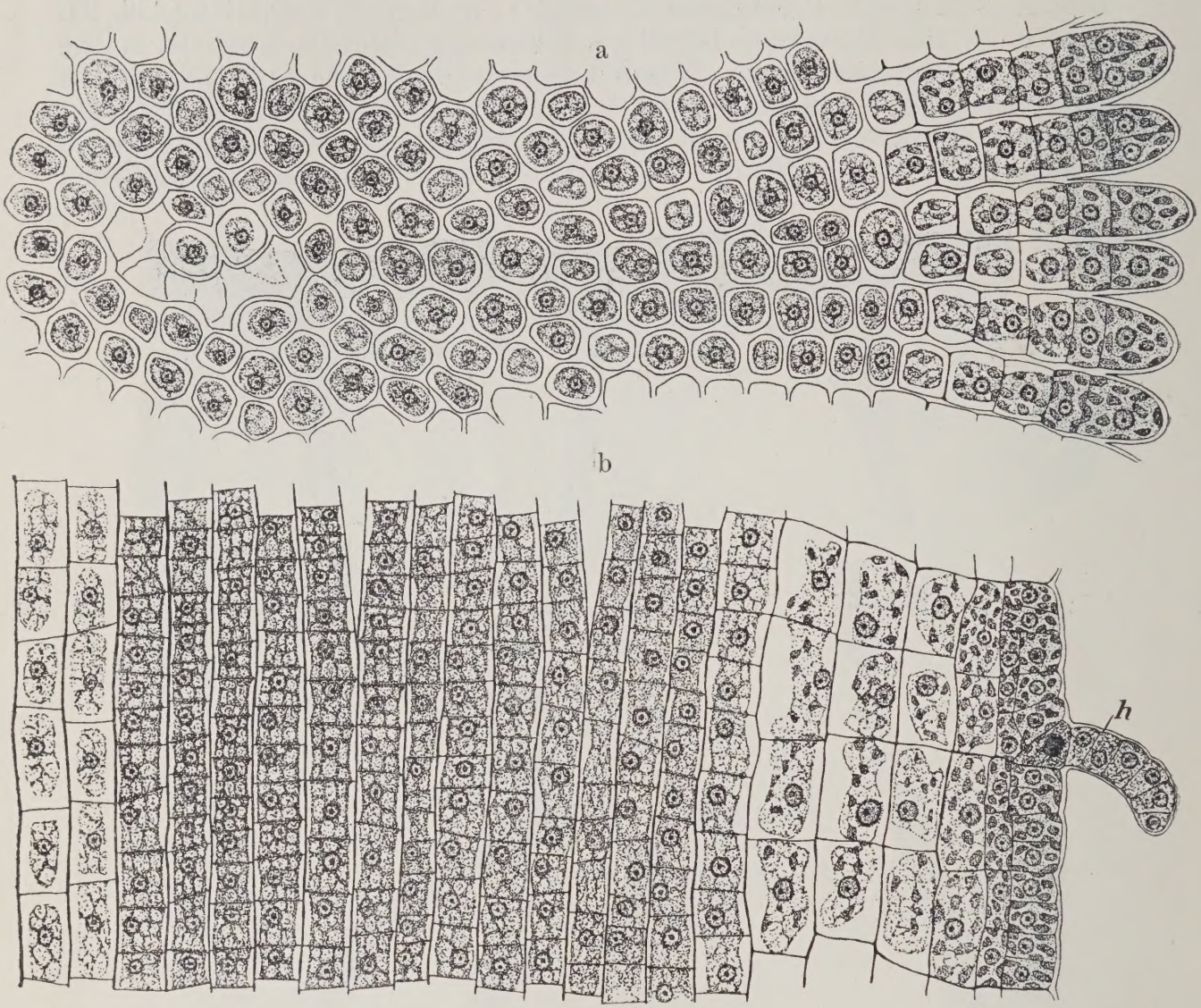


Abb. 5. Vielzellige, polyenergide Algen. a Querschnitt. b Längsschnitt durch das Gewebe der wachsenden Region von *Chorda filum*. *h* Haar. Nach Kylin aus Oltmanns.

einer *Chlorelle* (Abb. 5 u. 6). Sie ist vielmehr nur dem ganzen vielzelligen Körper einer komplizierten Braun- oder Grünalge vergleichbar (Abb. 5).

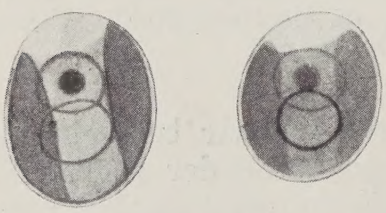


Abb. 6. *Chlorella*, einzellige monoenergide Alge. Vergr. 3300. Original von Dr. Bélař.

Die gleichen Diskrepanzen treffen wir nicht nur bei Algen, sondern auch bei einzelligen Tieren an. Am auffallendsten tritt uns bei letzteren wohl die außerordentliche Komplikation in der Gesamtorganisation eines Infusors gegenüber einer Amöbe entgegen. Hier ein Plasmaleib, der nur rein negativ, nur durch den Mangel aller organisatorischen Struktur gekennzeichnet ist, dort eine Zelle, die nicht nur zwei verschiedene Kerne oder Kernsorten aufweist, sondern außerdem mit einer Reihe teils höchst komplizierter Strukturen und Organellen ausgestattet ist, wie Cilien, Membranellen, Fibrillen, Schlund und Afterapparate (Abb. 7). Die Komplikation der Gesamtorganisation ist hier

so groß, daß man die Infusorien bekanntlich lange Zeit für vielzellige Organismen gehalten hat, und es ist wohl verständlich, wenn dieser Verhältnisse wegen Forscher, wie Withman und Gurwitsch, noch in neuerer Zeit Einwände gegen die Zelltheorie (die Zelle als Elementarorganismus) erhoben haben.

Noch schwerwiegender als diese aus der komplexen Organisation der Infusorienzelle abgeleiteten Indizienbeweise sprechen die soge-

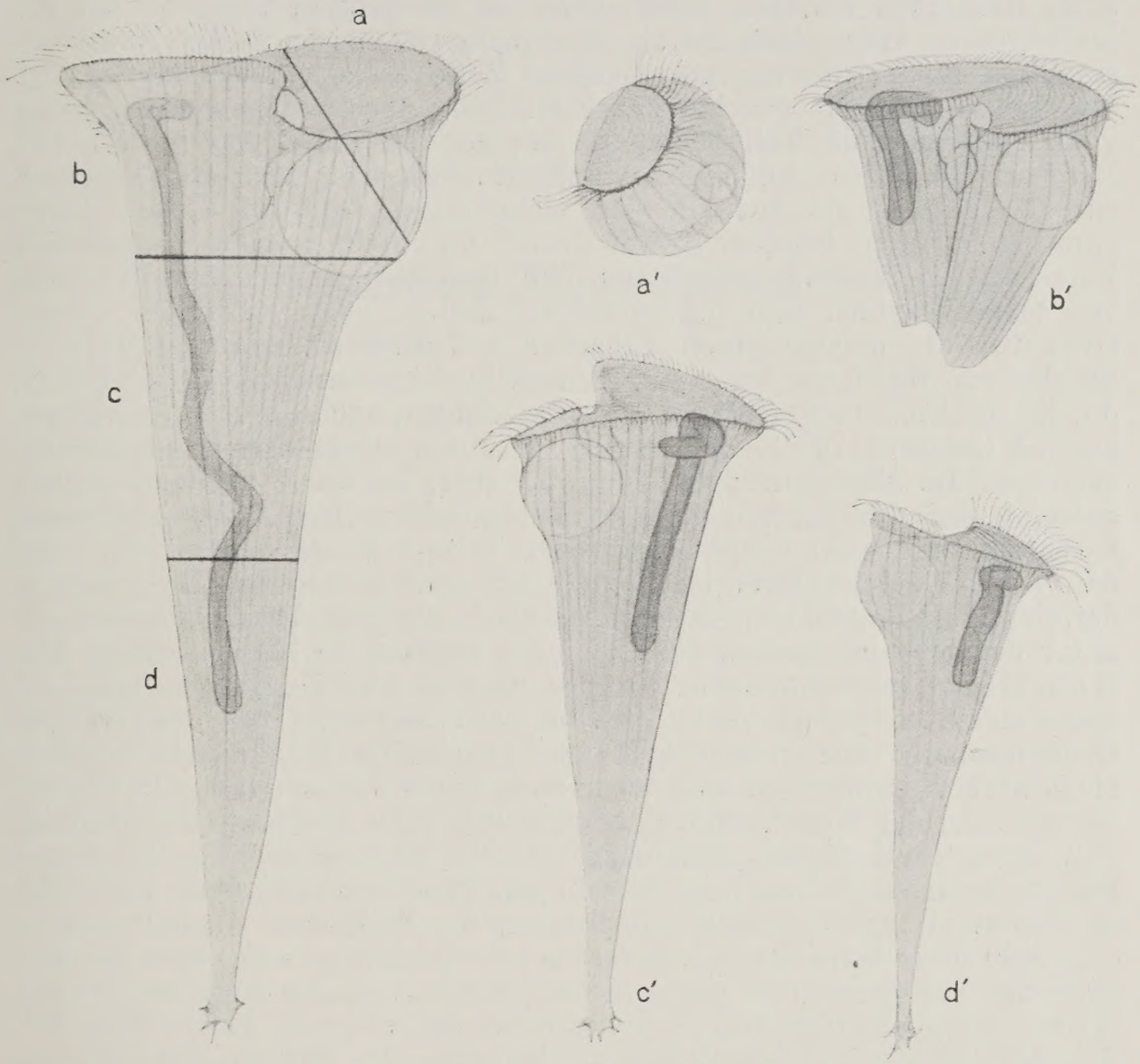


Abb. 7. *Stentor roeseli,* Merotomieversuch. Das Individuum wurde durch drei Schnitte in vier Teile zerlegt (*a, b, c, d*), drei (*b, c, d*), die Teile des Kernes mitbekommen haben, und einen kernlosen (*a*). Die drei ersteren (*b′, c′, d′*) haben sich zu völlig normalen Tieren regeneriert, das letztere (*a′*) hat sich abgekugelt und geht zugrunde. Vergr. ca. 280. Original von Dr. Bélař.

nannten Merotomie-Versuche gegen den elementaren Charakter und die Einwertigkeit der Infusorienzelle, gegen ihre Homologisierung mit einer echten einwertigen Zelle im Sinne des Elementarorganismus. Diese Versuche, die meist an *Stentor,* dem Trompetentierchen, ausgeführt wurden, hatten ergeben, daß man die Zelle in eine größere Anzahl von Teilstücken zerlegen kann und daß jedes Teilstück wieder ein normales Ganzes zu regenerieren vermag, sofern es nur ein Stückchen des rosenkranz- oder stabförmigen Kernes mitbekommen hat (Abb. 7). Die Infusorienzelle ist mithin kein Elementarorganismus, sondern ein zu-

sammengesetzter Organismus, der sich in eine größere Anzahl von Elementarteilen zerlegen läßt.

Sachs hat nun die dem Zellbegriff entgegenstehenden Schwierigkeiten durch Einführung des Begriffes der Energide zu beseitigen versucht. Als Energide bezeichnete Sachs jeden Zellkern mit der ihn umgebenden und nach theoretischer Ansicht unter seinem physiologischen Einfluß stehenden Portion von Protoplasma. Besitzt eine Zelle nur einen einzigen Kern, dann ist sie monoenergid, hat sie jedoch deren viele, dann ist sie eine polyenergide Zelle. Selbstverständlich läßt sich eine polyenergide Zelle zerlegen oder sie zerlegt sich selbst, wie wir das bei der Zellteilung noch sehen werden, in so viele monoenergide Teilstücke, als Kerne vorhanden waren. So viel Berechtigtes diese Auffassung und Nomenklatur von Sachs auch enthält, so hat sie sich in der biologischen Literatur leider nicht ganz einbürgern können. Zwar wird ihr vielfach von botanischen Forschern weitgehend zugestimmt und man spricht hier auch vielfach von monoenergiden und polyenergiden Zellen, oder verwendet wenigstens für die polyenergiden Einzeller den Begriff „Nichtzellige", um den von Sachs aufgezeigten Unterschied hervorzuheben (Lidfors). Ja, Dobell hat vorgeschlagen, alle Einzelligen, auch die monoenergiden, als „Nichtzellige" den zellig gebauten Organismen gegenüberzustellen. Im allgemeinen hat man sich aber, besonders auf zoologischer Seite, gegen die Einführung des Energidenbegriffes völlig ablehnend verhalten, was wohl hauptsächlich dem Grund zuzuschreiben sein mag, daß Sachs seinen Energidenbegriff zu sehr stoffwechselphysiologisch definiert und charakterisiert hat, nämlich als jene Plasmaportion, die unter dem physiologischen Einfluß eines bestimmten Kernes stehe. Die Dobellsche Bezeichnungsweise aber umgeht nur die Schwierigkeiten, überwindet sie jedoch nicht. Bleibt doch einerseits bei den zelligen Organismen in den vielkernigen und syncitialen Zellen dasselbe Problem wiederum bestehen und wird doch andererseits durch die Gegenüberstellung der Prostiden als „Nichtzellige", die fraglose Gleichwertigkeit einer einwertigen, einkernigen Amöbe oder eines Flagellaten mit den einkernigen Zellen der vielzelligen Tiere und Pflanzen verwischt und somit die große wertvolle Bedeutung der Zelltheorie herabgesetzt.

Alle diese Schwierigkeiten fallen jedoch hinweg, wenn man den Begriff der Energide nicht physiologisch wie Sachs, sondern mit Hartmann morphologisch resp. entwicklungsphysiologisch faßt. Hier soll der Begriff polyenergide Zelle nur das aussagen, daß in einer solchen Zelle bereits viele, individualisierte Kerne, Energiden, vorhanden sind, die die Potenz haben, nach Isolierung (einer natürlichen durch Fortpflanzung oder einer künstlichen durch Zerteilung) mit einer beliebigen Portion Protoplasma wiederum ein typisches Individuum der Art zu bilden. Auch die oben erwähnten Schwierigkeiten, die die Infusorien der Zelltheorie bereiten, lassen sich durch diese Auffassung des Energidenbegriffs überwinden. Denn wir werden später sehen, daß der Macronucleus von *Stentor* kein einfacher einwertiger Kern ist, sondern ein zusammengesetzter, vielwertiger, polyenergider Kern und daß die Vielwertigkeit einer Zelle also nicht nur durch die Vielzahl ihrer Kerne, sondern auch durch einen innerlich zusammengesetzten, polyenergiden Kern bedingt sein kann.

Nachdem wir so die Zelle resp. die Energide als die elementare Einheit alles Lebens erkannt und aufgezeigt haben, soll es nun in

diesem ersten Hauptabschnitt unsere Aufgabe sein, die chemischen, physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle als des Grundelementes der Lebensvorgänge zur Darstellung zu bringen. Zwar wurde schon in der Einleitung darauf hingewiesen, daß sich weder in chemischer noch in physikalischer Hinsicht die Zelle resp. das Protoplasma den anorganischen und leblosen Körpern gegenüber zurzeit scharf charakterisieren lasse und daß der Zellbegriff in erster Linie ein morphologischer Begriff ist. Immerhin sind die chemischen und physikalischen Eigenschaften, wie das nicht anders zu erwarten ist, von solcher Bedeutung für das Lebensgeschehen, daß neben der Morphologie zugleich eine besondere Darstellung der physikalischen und chemischen Eigentümlichkeiten der Zelle für das Verständnis ihrer Leistungen unbedingt geboten erscheint.

B. Die chemischen Eigenschaften der Zelle.

Die Substanz des lebenden Protoplasmas besteht aus einer Anzahl sehr komplizierter organischer Verbindungen, und die Zellen produzieren wiederum ihrerseits eine ungeheure Mannigfaltigkeit von Strukturbildungen und Ausscheidungen, die ebenfalls sämtlich zu dieser Gruppe von chemischen Körpern gehören, Körper, die sich bekanntlich sonst nirgends in der freien Natur vorfinden. Es sei nur erinnert an Eiweißkörper, Kohlehydrate (Zucker und Stärke) und Fette, sowie das Heer sonstiger organischer Verbindungen, die von Tieren und Pflanzen gebildet werden und von denen viele im menschlichen Haushalt eine wichtige Rolle spielen. Alle diese organischen Körper schienen zunächst von den anorganischen Verbindungen dadurch von Grund aus verschieden, daß sie eben nur in lebenden Organismen vorkamen und nur von ihnen erzeugt wurden. Eine künstliche Synthese wie bei den anorganischen schien zunächst unmöglich. Es war daher verständlich, daß man in früheren Jahrzehnten angesichts dieser Sachlage meist den Schluß gezogen hatte, daß in den lebenden Systemen eine besondere vitale Kraft, eine Lebenskraft wirksam sei, die allein diese organischen Körper erzeugen könne. Seit jedoch Woehler im Jahre 1828 im Harnstoff die erste organische Verbindung synthetisch im Laboratorium hergestellt hatte, war einer solchen Argumentation natürlich der Boden entzogen.

Die großen Fortschritte der organischen Chemie seit dieser Zeit — gelang doch nicht nur die Analyse der meisten organischen Körper, sondern konnten doch sogar wichtige Baustoffe der Zellen, wie Zucker und einfache Eiweiße, von Emil Fischer synthetisch hergestellt werden — haben nun viele Forscher zu einer Auffassung über den chemischen Aufbau des lebenden Protoplasmas geführt, die in ihrer Weise kaum weniger dogmatisch ist. Pflüger, Verworn und andere vertreten nämlich die Ansicht, daß als Träger des eigentlichen Lebens in der Zelle eine ganz bestimmte eiweißartige Substanz von ganz besonders hoher Komplikation anzusprechen sei. Dieses „lebende Eiweiß“ (Pflüger) oder Biogenmolekül (Verworn) sei der eigentliche Träger der Lebensfunktionen. Mit den heutigen Mitteln der chemischen Forschung kann jedoch solch ein besonderes Eiweißmolekül, das den Träger des Lebens darstelle, in keiner Weise nachgewiesen werden. Die chemische Analyse vermag an diese hypothetischen Körper überhaupt nicht heranzukommen. Führt jede chemische Analyse doch not-

gedrungen dazu, das Leben der Zelle erst zu zerstören, ehe sie die chemische Zusammensetzung der Zelle analysieren kann. Die Zurückverlegung der Phänomene des Lebens in eine solch hoch komplizierte chemische Verbindung, mag man sie nun als lebendes Eiweiß, als Biogen oder sonstwie bezeichnen, hat zunächst methodologisch keinen Erkenntniswert, da sie ja nur das Problem verschiebt, nicht löst. Alle eine Erklärung heischenden Funktionen der lebenden Zelle werden ja nun einfach dem unbekannten hypothetischen Molekül aufgebürdet. Nicht durch chemische Analyse, sondern nur durch Synthese wäre es möglich, den Nachweis eines solch lebenden Moleküls zu liefern.

Demgegenüber kommt einer anderen Hypothese, wie sie neuerdings besonders von Zwaardemaker, Höber u. a. vertreten wird, nicht nur die größere Wahrscheinlichkeit durch das vorliegende Beobachtungsmaterial zu, sondern sie verdient auch rein methodologisch den Vorzug, da sich diese Anschauungen wenigstens teilweise experimentell prüfen und wichtige Teilvorgänge des Lebens auf diese Weise sich heute bereits einer Erklärung zuführen lassen. Nach dieser zweiten Hypothese stellt die lebende Substanz, rein chemisch betrachtet, eine Mischung oder einen Komplex von Stoffen dar, die in steter Wechselwirkung in bestimmten Mengenverhältnissen den Lebensprozeß ausmachen. Wenn wir von den zwar hochgespannten Zielen der ersten, methodisch schlecht fundierten Hypothese, der Verbindungshypothese, Abstand nehmen, und uns bescheiden auf die zwar nur gewisse Teilerfolge versprechende, aber methodisch einwandfreie zweite Hypothese beschränken, so dürfen wir wenigstens hoffen, mit den Mitteln der chemischen Forschung gewisse vitale Teilvorgänge heute schon erschließen zu können, während wir sonst der paradoxen Behauptung Weiningers zustimmen müßten, daß mit der Chemie wahrhaftig nur den Exkrementen des Lebens beizukommen sei. Denn das dürfen wir uns nicht verhehlen, daß, so wertvolle und wichtige Ergebnisse die physiologische Chemie auch bisher schon hervorgebracht hat, noch keiner der fundamentalen Lebensprozesse, der eigentlichen chemischen Umsätze in der Zelle selbst vollkommen aufgedeckt ist, sondern meist nur die vorbereitenden und nachfolgenden Prozesse, die den Vorgang außerhalb der Zelle begleiten, ihm vorangehen und folgen[1]). Trotz dieser einschränkenden Bemerkungen über die Tragweite und die Geltung der chemischen Erforschung der Zelle hat die physiologische Chemie ein großes Material wichtiger Kenntnisse über die in den lebenden Zellen und bei den Lebensprozessen vorkommenden chemischen Verbindungen und Veränderungen zutage gefördert, das nicht nur als vorbereitendes Material für künftiges physiologisches Verständnis von höchster Wichtigkeit ist, sondern das bereits heute gestattet, gewisse physiologische Teilvorgänge auch innerhalb der Zelle der Erkenntnis zuzuführen.

1. Chemische Elemente der Zelle.

Von den über 80 Grundelementen des periodischen Systems der Elemente, die in der Gesamtnatur vorkommen, findet nur ein kleiner Bruchteil Verwendung bei dem Aufbau der organischen Substanz und ist direkt für die Lebensprozesse notwendig. Die absolute Notwendigkeit

1) Nur bei der Zellatmung, der Muskelkontraktion und der Kohlensäureassimilation sind die chemischen Vorgänge innerhalb der Zellen wenigstens teilweise erschlossen.

dieser verschiedenen Elemente ist durch sehr genaue Kulturversuche für eine Reihe von Bakterien und grünen Pflanzen, sowie auch für die sich entwickelnden Seeigeleier exakt nachgewiesen, auf welche Versuche wir noch später in anderem Zusammenhang eingehend zu sprechen kommen. Nach diesen Versuchen sind für den Aufbau des Körpers und das Leben der Bakterien folgende Elemente erforderlich: Kohlenstoff (C), Stickstoff (N), Sauerstoff (O), Wasserstoff (H), Schwefel (S), Phosphor (P), ferner von Metallen Kalium (K), Magnesium (Mg) und Eisen (Fe). Für die meisten höheren Pflanzen ist außerdem noch Calcium (Ca) notwendig. Doch kann dasselbe auch in manchen Gruppen (z. B. Desmidiaceen) fehlen. Die Tiere bedürfen im Gegensatz zu den Pflanzen außerdem noch Natrium (Na) und Chlor (Cl). Diese beiden Elemente kommen zwar vielfach auch bei Pflanzen vor, stellen hier dagegen keine absolut notwendigen Elemente dar, da die betreffenden Pflanzen auch ohne Darreichung von Natrium und Chlor gedeihen, während bei den Tieren (wenigstens bei der genau untersuchten Entwicklung der Seeigeleier) der Chlormangel sich sofort durch starke Entwicklungsstörung bemerkbar macht.

Außer diesen für alle Lebewesen notwendigen 10 bis 12 Elementen können noch eine Reihe anderer Erdalkalien, Schwermetalle und Halogene in den lebenden Zellen sich vorfinden; doch handelt es sich hier meist nur um vereinzeltes Vorkommen. Eine absolute Notwendigkeit dieser Stoffe ist meist noch nicht genauer festgestellt worden, wenn auch bei manchen Gruppen ein Teil dieser Stoffe, wie z. B. Silicium bei den Diatomeen, sich als lebensnotwendig erwiesen hat. Diese gelegentlich vorkommenden Elemente sind vor allem Lithium, Barium und Strontium, Kupfer und Zink, Silicium, Fluor, Arsen und Brom.

Über das Mengenverhältnis, in dem die einzelnen Elemente am Aufbau der tierischen und pflanzlichen Substanz beteiligt sind, mag beifolgende Tabelle einen gewissen Aufschluß geben.

Prozentgehalt menschlicher und verschiedener pflanzlicher Organe an Wasserstoff, Wasser, Kohlenstoff, Stickstoff und Asche:

	Wasser	Kohlenstoff	Wasserstoff	Stickstoff	Sauerstoff	Asche
Muskulatur	77	11,73	1,71	3,04	5,47	1,05
Gehirn	77,90	12,62	1,93	1,37	4,41	1,41
Leber	69,60	15,88	2,25	3,09	7,79	1,38
Nieren	83,45	8,73	1,29	1,93	3,80	0,80
Getrocknete Weizenkörner . .	—	46,1	5,8	2,3	43,4	2,4
„ Kartoffeln . . .	—	44,0	5,8	1,5	44,7	4,0
„ Runkelrübenblätter	—	38,1	5,1	4,5	30,8	21,5

Die Tabelle läßt erkennen, daß außer Wasser quantitativ in erster Linie die Elemente Kohlenstoff, Stickstoff und Sauerstoff in der Zelle vorhanden sind. Die Menge von Wasserstoff beträgt ungefähr die gleichen Gewichtsteile wie der Rest aller übrigen Elemente (Schwefel, Phosphor usw.) zusammen. Die Elemente C, N und O bauen auch zusammen mit Schwefel und Phosphor die wichtigsten Stoffe der lebendigen Zelle auf, nämlich die Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette. Von diesen Stoffen ist der Kohlenstoff dadurch ausgezeichnet, daß er die Neigung und die Fähigkeit besitzt, mit sich selbst komplexe Verbindungen herzustellen. Dadurch ist die ungeheure Mannigfaltigkeit der organischen Verbindungen möglich; beträgt doch die Zahl der be-

kannten Kohlenstoffverbindungen heute schon über 150000, während von den Verbindungen aller übrigen Elemente nur etwa 25000 bekannt sind. Im Gegensatz zum Kohlenstoff ist nun der Stickstoff, das zweite Element, das in den organischen Verbindungen eine Hauptrolle spielt, besonders dadurch auffallend, daß viele seiner Verbindungen sehr labil sind und daher sehr stark zu Umsätzen neigen. Mit dieser Eigentümlichkeit der Stickstoffverbindungen hängt es zusammen, daß die meisten der bekannten Explosivkörper Stickstoffverbindungen darstellen, bei denen oft der geringfügigste Anlaß genügt, daß die Verbindung unter starken Explosiverscheinungen zerfällt. Zwei Eigentümlichkeiten der lebenden Substanz resp. der sie aufbauenden Körper werden somit durch das überwiegende Vorhandensein von C und N ohne weiteres verständlich: einerseits ihre hoch komplizierte Zusammensetzung und andererseits ihre leichte Zersetzbarkeit. Das gilt vor allen Dingen von der wichtigsten Gruppe von Verbindungen des lebenden Plasmas, nämlich von den Eiweißkörpern, deren Betrachtung wir uns jetzt zuwenden.

2. Die chemischen Verbindungen der Zelle.

Die Ermittlung der an dem Aufbau des Protoplasmas beteiligten chemischen Verbindungen hat mit einer Reihe von erheblichen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die erste und wichtigste besteht wohl darin, daß jede chemische Analyse es nicht mit den Bestandteilen des lebenden Protoplasmas selbst zu tun hat, sondern daß sie bei der notgedrungenen vorhergehenden Abtötung des Protoplasmas schon mit mehr oder minder starken Veränderungen der verschiedenen Baustoffe rechnen muß. Weiterhin macht sich vor allen Dingen bei fast allen Analysen die Fehlerquelle bemerkbar, daß leblose Reservestoffe, die meist im Innern der Zelle in größerer oder geringerer Zahl angehäuft sind, quantitativ einen erheblichen Anteil der die Zelle zusammensetzenden Stoffe ausmachen. Da jedoch der einzige zum Ziele führende Weg, eine chemische Synthese, der heutigen Wissenschaft verschlossen ist, so sind wir vorderhand auf die Ergebnisse chemischer Analysen angewiesen, und es wird sich für dieselben vor allem nur darum handeln, möglichst Zellmassen zu benutzen, bei denen die schon erwähnte Schwierigkeit der Reservestoffansammlung oder sonstiger lebloser Zellbildungen nicht zu stark in Erscheinung tritt. Als ein verhältnismäßig günstiges Objekt für die chemische Analyse des Protoplasmas erwiesen sich die Plasmodien des Schleimpilzes *Fuligo varians*, die als große plasmatische Massen gewonnen werden können, und an denen Reinke und Rodenwaldt die erste Analyse an lebenden Zellen ausgeführt haben. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen, die im großen und im ganzen durch neuere Analysen an anderen Objekten bestätigt wurden, zeigt folgende Tabelle:

1.	Phosphorhaltige Eiweißkörper	40 %
2.	Phosphorfreie Eiweißkörper	15 „
3.	Aminosäuren	1,5 „
4.	Fette	12 „
5.	Lecithin	0,3 „
6.	Cholesterin	2 „
7.	Kohlehydrate	12 „
8.	Harz	1,5 „
9.	Calciumformit, -acetat und -oxalat	0,5 „
10.	Kali und andere anorganische Salze, Phosphorsäure	6,5 „
11.	Unbestimmte Stoffe	6,5 „

Ein Blick über die verschiedenen Baustoffe zeigt vor allem den außerordentlichen Reichtum an Eiweißkörpern, die ja in erster Linie als Bestandteile des lebenden Protoplasmas angesprochen werden müssen. Die Aminosäuren stellen, wie wir noch sehen werden, teils Zerfallsstoffe, teils die Baustoffe der Eiweißkörper dar, während der verhältnismäßig große Anteil von Fetten und Kohlehydraten dagegen wohl vorwiegend als Reservestoffmaterial aufzufassen ist; es sind Depotmaterialien, die bei Bedarf wiederum von der Zelle im Bau- und Betriebsstoffwechsel Verwendung finden. Dagegen stellen die beiden folgenden Bestandteile, das Lecithin und Cholesterin, die zur Gruppe der Lipoide oder Edelfette gehören, nach allen neueren Erkenntnissen, trotz ihrer verhältnismäßig geringen Beteiligung, offenbar lebensnotwendige, für das Lebensgetriebe selbst bedeutungsvolle Stoffe dar, die keiner Zelle fehlen. Dasselbe gilt von den Kali- und anderen anorganischen Salzen; über die Art ihres Vorkommens in der Zelle sagt die Analyse nichts aus.

a) Eiweißkörper.

Die Eiweißverbindungen sind die wichtigste Gruppe sämtlicher organischer Stoffe in der lebenden Zelle. Sie machen nicht nur quantitativ die Hauptmasse des lebenden Protoplasmas aus, sondern sie spielen unzweifelhaft auch bei den eigentlichen vitalen Prozessen die wichtigste Rolle, wenn man auch nicht im Sinne der oben skizzierten Verbindungshypothese allein einem lebenden Eiweißmolekül alle Lebensfunktionen zuschreiben kann. Die einfachen Eiweißverbindungen setzen sich aus den Elementen Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Wasserstoff zusammen, wozu bei den komplizierteren noch Schwefel und Phosphor hinzukommt. Sie sind durch die außerordentlich große Zahl der Atome, die das einzelne Molekül aufbauen, ausgezeichnet, und es gibt besonders unter den höheren Eiweißverbindungen wahre Riesenmoleküle. Wenn auch früher die Werte des Molekulargewichts für die einfacheren Eiweißkörper vielfach überschätzt worden sind, so haben doch auch die neueren Untersuchungen gezeigt, daß dem Hämoglobin z. B. ein Molekulargewicht von 16669 zukommt ($C_{758}\,H_{1203}\,N_{135}\,O_{218}\,Fe\,S_3$). Die Größe eines solchen Riesenmoleküls wird auf 2,3—2,5 $\mu\mu$ geschätzt (1 $\mu\mu$ = 0,000001 mm). Das Molekulargewicht der einfacheren Eiweißkörper bewegt sich meist zwischen 4000 und 7000.

Eines der wichtigsten Ergebnisse der neueren Eiweißchemie ist die Erkenntnis, daß alle Eiweißkörper aus Aminosäuren aufgebaut sind, von denen wir bisher ca. 16 kennen. Und zwar enthalten die meisten Proteine alle diese Komponenten zusammen und viele sind in einem Molekül sogar mehrfach vertreten. Die Aminosäuren sind Körper, in denen die Aminogruppe (NH_2) mit einer Kohlenwasserstoffkette und Kohlensäure vereinigt sind. Es sind amphotere Elektrolyte, d. h. sie können sowohl Säure an die NH_2-Gruppe als auch Alkalien an die CO_2H-Gruppe binden. Dieser Charakter überträgt sich auch auf die aus den Aminosäuren aufgebauten Eiweißkörper; er ist für die Stoffwechselumsätze in der Zelle begreiflicherweise höchst bedeutungsvoll. Man unterscheidet die Aminosäuren in Monoaminosäuren, wie das Glykokoll oder Glyzyl (Aminoessigsäure), das Analin (Aminoprionsäure), das Leucin u. a., und in die Diaminosäuren, wozu das

Lysin, Cystin, Arktein usw. gehören. Der tierische Organismus vermag allein aus diesen einfachsten Bausteinen sämtliche notwendigen Eiweißstoffe synthetisch aufzubauen. Aber auch dem Chemiker ist es gelungen, wenigstens einfachere Eiweißverbindungen künstlich aus diesen Bausteinen herzustellen. So konnte bekanntlich E. Fischer nicht nur gleiche Aminosäuren aneinanderkoppeln und dadurch kompliziertere Stoffe erzeugen, sondern auch verschiedenartige Aminosäuren, und zwar gelang es, bis zu 14 Aminosäuremoleküle auf diese Weise miteinander zu verbinden und so verschiedenartige komplizierte Körper chemisch herzustellen, die E. Fischer Polypeptide nannte und die den einfachen Eiweißverbindungen nahestehen. Als Beispiel der Verkoppelung der Aminosäuren sei die Verbindung zweier Glykokollmoleküle zu Glyzylglyzyl, sowie die eines Moleküls Glykokoll mit einem Molekül Alanin zu Glyzylalanin hier wiedergegeben.

1) $$\underset{\text{Glykokoll (Aminoessigsäure)}}{H_2N\cdot CH_2\cdot COOH} + \underset{\text{Glykokoll (Aminoessigsäure)}}{H_2N\cdot CH_2\cdot COOH} =$$

$$\underbrace{H_2N\cdot CH_2\cdot CO - HN\cdot CH_2\cdot COOH}_{\text{Glyzylglyzyl}} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O}$$

2) $$\underset{\text{Glykokoll}}{H_2N\cdot CH_2\cdot COOH} + \underset{\text{Alanin}}{H_2N\cdot CH\cdot CH_3\cdot COOH} =$$

$$\underbrace{H_2N\cdot CH_2\cdot CO - HN\cdot CH\cdot CH_3\cdot COOH}_{\text{Glyzylalanin}} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O}$$

Es kann nun nicht unsere Aufgabe sein, hier eine ausführliche Darstellung der komplizierten Eiweißchemie zu geben; wir wollen uns vielmehr darauf beschränken, im Anschluß an die folgende kurze Übersicht der Eiweißkörper nach Cohnheim auf einige der wichtigsten Gruppen hinzuweisen.

I. Einfache Eiweißkörper:
   1. Albumine,
   2. Globuline,
   3. Alkohollösliche Pflanzeneiweiße,
   4. Histone,
   5. Gerüsteiweiße (früher Albuminoide).

II. Eiweißsalze bzw. Ionproteine, Salz-Eiweißverbindungen und Halogeneiweiße.

III. Höhere Hydratationsprodukte der Eiweißkörper: Proteosen (Albumosen) und Peptone (dazu Peptide).

IV. Zusammengesetzte Eiweißkörper oder Proteide:
   1. Phosphorproteide, früher Nukleoalbumine oder Phosphorglobuline,
   2. Glykoproteide,
   3. Nukleoproteide,
   4. Hämoproteide oder Gaswechselproteide.

Die für die lebende Zelle wichtigsten Verbindungen sind die zusammengesetzten Eiweißkörper oder Proteide. Sie (resp. komplexere Verbindungen von ihnen) dürften in erster Linie als diejenigen Stoffe anzusprechen sein, an die die Lebensprozesse gebunden sind. Sie machen auch den Hauptbestandteil des Zelleiweißes aus. Es sind Verbindungen, die aus Eiweißkörpern und einem leicht abspaltbaren nicht eiweißartigen

Paarling zusammengesetzt sind. So finden sich bei den Phosphorproteiden, die früher auch Nukleoalbumine genannt wurden, Eiweiße und Phosphorsäure verbunden. Zu dieser Gruppe gehören das Kasein der Milch, die Vitelline des Eidotters sowie gewisse Schleimsubstanzen. Bei den Glykoproteiden sind die Eiweißkörper mit Kohlehydratgruppen verbunden. Zu ihnen gehört das Eieralbumin und das in schleimigen Sekreten enthaltene Mucin. Eine große Rolle wird der dritten Gruppe der Proteide, den Nukleoproteiden, zugeschrieben, weil sie die wesentlichen Eiweißbestandteile des Kernes der pflanzlichen und tierischen Zellen darstellen. Sie bestehen aus einem sehr verschiedenartigen Eiweißanteil und einem nur wenig variablen Nukleinsäureteil. Die Nukleinsäuren sind Verbindungen von Phosphorsäure mit eigentümlich basischen Körpern, den sogenannten Nukleinbasen (Guanin, Adenin Xanthin und Hypoxanthin). Die letzte Gruppe der Proteide, die Hämoproteide, enthält in sehr lockerer Bindung Eiweiße und einen nicht eiweißartigen Bestandteil, ein metallhaltiges Pyrrolderivat. In diese Gruppe gehören: der physiologische so wichtige Blutfarbstoff, das Hämoglobin, der durch seinen eisenhaltigen Hämatinkern besonders charakterisiert ist, ferner das Chlorophyll, der die Assimilation der Pflanzen bewirkende grüne Farbstoff, dessen Zusammensetzung wir später eingehender kennen lernen werden.

b) Kohlehydrate.

Sie stellen, wenn auch nicht wie die Eiweißkörper in erster Linie Bestandteile des lebenden funktionierenden Plasmas selbst, so doch (besonders in der pflanzlichen Zelle) die wichtigsten Stoffe für den Aufbau des lebenden Protoplasmas dar und sind im tierischen und pflanzlichen Stoffwechsel die wichtigsten Stubstanzen für den Lebensbetrieb (Betriebsstoffwechsel, Atmung, Gärung). Neben ihrer Beteiligung im auf- und abbauenden Stoffwechsel kommt ihnen weiterhin eine große Bedeutung als Speicherungsstoffe, als „Bau- und Reservekohlehydrate“ im pflanzlichen und tierischen Organismus zu. Die Kohlehydrate enthalten nur die drei Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, und zwar bei den natürlich vorkommenden Kohlehydraten in der Weise, daß die Zahl der Kohlenstoffatome immer ein Fünffaches, Sechsfaches oder ein Mehrfaches dieser beiden Zahlen beträgt (Pentosen und Hexosen). Die Zahl der Wasserstoffatome macht stets das Doppelte der Zahl der Sauerstoffatome aus, also ein gleiches Verhältnis wie beim Wasser.

Die fünf-atomischen Kohlehydrate, die Pentosen, kommen nur selten im Organismenreiche vor. Dagegen machen die Hexosen die Hauptmasse der in lebenden Zellen vorkommenden Kohlehydrate aus. Die wichtigsten Monosaccharide, denen die Formel $C_6H_{12}O_6$ zukommt, sind die Glukose (Traubenzucker), die Fruktose (Fruchtzucker) und die Galaktose, welch letztere aus dem Milchzucker sich darstellen läßt. Auf die wichtige Rolle, die der Fruchtzucker als Gärungsmaterial im Stoffwechsel vieler Organismen spielt, werden wir später noch zu sprechen kommen. Von den Disacchariden, $C_{12}H_{22}O_{11}$, die man sich aus der Zusammensetzung zweier Monosaccharide unter Verlust eines Atoms Wasser entstanden denken kann, sind die wichtigsten Rohrzucker (Saccharose), Malz- und Milchzucker. Durch Fer-

mente sowie durch Kochen mit verdünnten anorganischen Säuren lassen sie sich unter Wasseraufnahme in die Monosaccharide spalten.

Die Polysaccharide schließlich sind mehrfache Polymerisationsstufen der Monosaccharide. Ihre Formel stellt ein Mehrfaches von $C_6H_{10}O_5$ vor. Die beiden wichtigsten Reservestoffe der tierischen und pflanzlichen Zellen, die Stärke und das Glykogen, gehören hierher, von denen sich die erstere vorwiegend in Pflanzen, das letztere im tierischen Organismus findet. Auch die Zellulose, das Material, das vorwiegend die Membran der pflanzlichen Zellen bildet, stellt ein komplizierteres Polysaccharid dar.

Daß Kohlehydrate auch Verbindungen mit Eiweißkörpern eingehen können, wurde schon erwähnt. Unter den Spaltungs- und Abbauprodukten der Kohlehydrate, z. B. Milchsäure, Fettsäure, Kohlensäure u. a., spielt die Milchsäure bei der Muskelkontraktion eine wichtige Rolle.

c) Fette.

Während die Kohlehydrate, wenigstens teilweise, im Betriebs- und Baustoffwechsel der Zellen eine wichtige Bedeutung haben und wohl keiner Zelle ganz fehlen, gehören die Fette nicht zu den allgemeinen Bestandteilen der lebenden Substanz und stellen in der Regel nur Reservestoffdepots dar; und zwar sind es vor allem die Reservestoffe der tierischen Organismen, während in der Pflanzenzelle die Kohlehydrate auch als Speicherstoffe den Vorrang haben. Nur einer kleinen Gruppe von Fetten, die, wie bereits erörtert, quantitativ zwar in geringer Menge, jedoch wohl in allen Zellen vorhanden ist, den Lipoiden oder Edelfetten, kommt eine allgemein notwendige Bedeutung für das Zelleben zu. Sie scheinen bei der Bildung von Zellmembranen, wahrscheinlich in Verbindung mit komplizierten Eiweißkörpern, eine wichtige Rolle zu spielen.

Die einfachen Fette sind Ester, d. h. Verbindungen, in denen drei- und mehratomische Alkohole mit einer Säure unter Wasseraustritt sich vereinigt haben. So sind die Neutralfette Ester des Glyzerins ($C_3H_5(OH)_3$), mit einbasischen Fettsäuren, deren allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_2$ ist (bzw. $C_nH_{2n} + 1$ COOH). Als häufigste Fettsäuren seien genannt:

Ameisensäure	CH_2O_2	$= H \cdot COOH$
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	$= CH_3 \cdot COOH$
Proprionsäure	$C_3H_4O_6$	$= C_2H_5 \cdot COOH$
Buttersäure	$C_4H_8O_2$	$= C_3H_7 \cdot COOH$
Kapronsäure	$C_6H_{12}O_2$	$= C_5H_{11} \cdot COOH$
Palmitinsäuren	$C_{16}H_{32}O_2$	$= C_{15}H_{31} \cdot COOH$
Margarinsäuren	$C_{17}H_{34}O_2$	$= C_{16}H_{33} \cdot COOH$
Stearinsäuren	$C_{18}H_{36}O_2$	$= C_{17}H_{35} \cdot COOH$

Die Fettbildung erfolgt nach folgendem Schema:

$$\begin{array}{l} CH_2 \cdot OH \\ | \\ CH \cdot OH \\ | \\ CH_2 \cdot OH \end{array} + C_{15}H_{31} \cdot COOH = \begin{array}{l} CH_2 \cdot O \cdot OC \cdot C_{15}H_{31} \\ | \\ CH \cdot OH \\ | \\ CH_2OH \end{array} + H_2O$$

Glyzerin Palmitinsäure Monopalmitin

Die Lipoide oder Edelfette sind eine in chemischer Hinsicht nicht sehr einheitliche Gruppe von Körpern, die aber in bezug auf ihre physikalischen Eigenschaften eine gewisse Übereinstimmung zeigen. Die Phosphatide sind durch ihren Gehalt an Phosphor und Stickstoff den einfacheren Fetten gegenüber ausgezeichnet. Doch stehen sie den Fetten noch am nächsten, da speziell die Lecithine einerseits die Fettsäureradikale, andererseits den Glyzerinrest enthalten. Die Lecithine kommen, wie schon erwähnt, in allen tierischen und pflanzlichen Zellen, wenn auch meist nur in geringer Menge, vor; sie gehören zu den absolut lebensnotwendigen und physiologisch äußerst wichtigen Stoffen.

d) Wasser und Salze.

Unter den anorganischen Bestandteilen tritt das Wasser quantitativ weitaus am meisten hervor. Es kommt teils chemisch gebunden, teils frei als Lösungsmittel für die verschiedenen Stoffe in der Zelle vor. Durchschnittlich macht es 75 % der lebenden Substanz aus. Doch wechselt der Wassergehalt je nach den Organismen und auch unter den einzelnen Organismen je nach den verschiedenen Organen und Geweben außerordentlich. So enthält der Körper der Qualle *Rhizostoma Cuvieri* 95,4 %, eine Seidenraupe 71,8—81,8 %, der menschliche Körper im Durchschnitt etwa 50 % Wasser. Die Niere weist 82 %, die Muskeln 75 %, die Leber 69 %, die Knochen dagegen nur etwa 22 % Wassergehalt auf. Auch innerhalb der Entwicklung eines Organismus wechselt der Wassergehalt beträchtlich. Doch ist für bestimmte Organismen, für bestimmte Gewebe und für bestimmte Entwicklungszustände der Wassergehalt eine sehr charakteristische Zellkonstante, die von dem Organismus mit großer Zähigkeit auch unter pathologischen Bedingungen bewahrt wird. Biologisch ist der bestimmte Wassergehalt im Organismus von der größten Bedeutung.

Die anorganischen Salze, die bekanntlich bei der chemischen Analyse als sogenannte Aschebestandteile zurückbleiben, gehören ebenfalls zu den lebensnotwendigen Stoffen. Sie kommen offenbar in der lebenden Zelle in zweierlei Art vor: einmal gelöst, als gelöste Salze im Wasser der Zelle, so als NaCl, MgCl, CaCl, NH_4Cl resp. als schwefel- und phosphorsaures Natrium, Magnesium, Ammonium und Calcium usw., andererseits aber auch gebunden, und zwar vermutlich in erster Linie an Eiweißkörper. Daß Salze wohl in erster Linie im freien, teilweise dissoziierten Zustande vorkommen, wird schon durch die Höhe des osmotischen Druckes (s. unten S. 49) erwiesen und geht unzweideutig aus dem Bestehen einer elektrolytischen Leitfähigkeit im Innern der lebenden Zelle hervor. Da letztere jedoch nicht unbeträchtlich hinter dem Werte zurückbleibt, der bei vollständiger Lösung der Aschebestandteile zu erwarten wäre, so darf daraus wohl auch geschlossen werden, daß ein Teil der Salze im gebundenen Zustande sich in der Zelle findet. Neben echter chemischer Bindung wird wohl auch mechanische Adsorption von Salzen an kolloidale Eiweißkörper eine Rolle spielen. Sowohl im gelösten Zustand wie offenbar auch im gebundenen kommt den Salzen eine bedeutungsvolle Rolle für das Leben der Zelle zu.

C. Die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas.

Die Betrachtung der chemischen Eigenschaften der lebenden Substanz hat uns mit einer Reihe von wichtigen chemischen Körpern bekannt gemacht, die in den Lebensprozessen der Zelle eine große Rolle spielen. Aus leicht begreiflichen Gründen konnte sie uns jedoch über die chemische Natur der eigentlichen lebenden Substanz resp. des Substanzgemisches und somit über die merkwürdigen physiologischen Leistungen dieser Substanzen, vom chemischen Standpunkt aus, noch keine prinzipielle Aufklärung verschaffen. Hier leistet die physikalische Betrachtung und Prüfung des lebenden Protoplasmas erheblich mehr für das Verständnis eigentlich vitaler Vorgänge. Besonders seit uns die Forschung der letzten Jahrzehnte etwas eingehender mit den kolloidalen Zuständen und ihren physikalisch-chemischen Besonderheiten bekannt gemacht hat, erscheinen uns viele Eigentümlichkeiten und Vorgänge der lebenden Organismen, die früher völlig rätselhaft blieben und vielen Forschern nur durch besondere vitale Eigenschaften und Kräfte erklärbar schienen, durch die kolloidale Natur der lebenden Substanz dem Verständnis näher gerückt. Weiterhin geben uns die physikalischen Eigenschaften, speziell das Studium des Aggregatzustandes, die richtigen Grundlagen zum Verständnis der statischen und dynamischen Funktionen der lebenden Systeme, wie dies schon durch die älteren Arbeiten von Bütschli, Berthold u. a. angebahnt war. Auch die osmotischen Eigenschaften der Zellen haben seit den klassischen Untersuchungen von Pfeffer und de Vries nicht nur eine große Bedeutung für statische und dynamische Erscheinungen pflanzlicher Organismen gewonnen, sondern auch die Aufnahme von Stoffen in die Zelle dem Verständnis nahegebracht. Aber auch viele andere Vorgänge im Stoffwechsel und in der Energetik der Zelleistungen haben in den letzten Jahren eine überraschende Aufklärung von dieser Seite gefunden.

Von den physikalischen Eigenschaften seien nun der Reihe nach das spezifische Gewicht, der für viele Fragen des Zellebens wichtige Aggregatzustand und die Natur des Protoplasmas als kolloidale Substanz besprochen.

1. Spezifisches Gewicht.

Bringt man lebende Zellen oder Gewebsstücke in destilliertes Wasser, so sinken sie nach kurzer Zeit ganz allgemein zu Boden. Ihr spezifisches Gewicht ist mithin schwerer als Wasser, also schwerer als 1. Genauere Untersuchungen über die Größe des spezifischen Gewichts lebender Zellen hat zuerst Jensen ausgeführt. Er benutzte dazu als Objekt das bekannte Infusor *Paramaecium aurelia*, als Methode die Erhöhung des spezifischen Gewichtes des Außenmediums durch Zufügung von KCO_3 bis zu dem Momente, bei dem die lebenden Zellen nicht mehr absanken, sondern gerade noch schwebten. Indem nun nachträglich durch das Areometer das spezifische Gewicht der Lösung ermittelt wurde, konnte von Jensen das spezifische Gewicht der Paramäcienkörper auf ungefähr 1,25 festgestellt werden. Dieser Methode haftet aber ein erheblicher Fehler an, da durch die osmotische Wirkung der Salzlösung dem Zellkörper reichlich Wasser entzogen wird und ein höherer Wert zustande kommt als unter normalen Verhältnissen.

Diese Fehlerquelle hat Bresslau vermieden, indem er das Gewicht verschiedener Planarien, kleiner Strudelwürmer des Süßwassers, an einer größeren Individuenzahl direkt pyknometrisch feststellte. Die dabei erzielten Werte waren erheblich geringer als die von Jensen ermittelten, nämlich für *Planaria lugubris* 1,055, für *Mesostoma Ehrenbergii* 1,02. Werte von ähnlicher Größenordnung hat neuerdings auch Kanda Sakyos für Paramäcien festgestellt durch Auszentrifugieren von lebenden Paramäcienzellen in Gummiarabicum-Lösungen von bekanntem spezifischen Gewicht. Die mit dieser Methode ermittelten Werte betragen 1,0832—1,093, stehen also den von Bresslau bei Strudelwürmern festgestellten sehr nahe.

2. Aggregatzustand.

Die Feststellung des Aggregatzustandes des Protoplasmas hat mit einer Reihe von Schwierigkeiten zu kämpfen, die in der Natur des Protoplasmas liegen. Denn einmal ist es außerordentlich schwer, ja in den meisten Fällen unmöglich, das eigentlich lebende Protoplasma von seinen für das Leben stets notwendigen Beimengungen zu trennen (Zellprodukte, Reservestoffe usw.). Dazu kommt, daß das Protoplasma wohl überhaupt keine einheitliche Substanz darstellt, sondern ein mehrphasiges Gemisch von Kolloiden ist, wobei die kolloidale Natur gerade der wichtigsten Substanzen durch ihren unscharfen Übergang von flüssigen zu festen Phasen noch eine weitere Schwierigkeit hinzubringt. Trotz dieser Schwierigkeiten läßt sich wenigstens für die meisten genauer geprüften Zellformen eine Entscheidung dahin treffen, daß das Protoplasma einen vorwiegend flüssigen Aggregatzustand besitzt. Die eingehendsten Untersuchungen über diesen Punkt verdanken wir Rhumbler, dem wir uns in der folgenden Schilderung anschließen.

Substanzen von flüssigem Aggregatzustand müssen nach Rhumbler folgende physikalische Bedingungen erfüllen: 1. sie müssen ohne innere Elastizität von meßbarer Größe[1]), 2. ohne merkbare Kompressibilität bei gewöhnlichen Drucken sein und 3. den drei Kapillaritätsgesetzen gehorchen, nämlich a) dem Gesetz der minimalen Oberflächenspannung, b) dem Gesetz der konstanten Randwinkel und dem Ausbreitungssatz und c) dem Gesetz des Steigens der Flüssigkeiten in Kapillaren.

Ad 1. Der Mangel einer inneren Elastizität hat zur Folge, daß eine Flüssigkeit innerhalb eines Gefäßes die Gestalt desselben annimmt und sich mit horizontaler Oberfläche gegen die Luft absetzt; ferner daß die Einzelteilchen im Innern ad libitum verschoben werden können. Die Gültigkeit dieses Gesetzes läßt sich sehr schön an Foraminiferen demonstrieren. So bildet das Protoplasma der polythalamen Foraminiferen einen getreuen Abguß der teilweise sehr komplizierten Hohlräume der Schale. Nach sorgfältigem Abpräparieren der Schale kugelt sich das Protoplasma jedoch wie irgendwelche andere Flüssigkeit ab und scheidet hierauf wiederum eine Schale aus, die nun aber eine kugelförmige Gestalt aufweist. Hieraus ergibt sich, daß dem Foraminiferenprotoplasma zweifellos ein flüssiger Aggregatzustand zukommt.

1) Diese Bedingung muß für kolloidale Flüssigkeiten nach neueren Ergebnissen nicht notwendig erfüllt sein, da flüssige Kolloide unter Umständen einen erheblichen Grad von Elastizität zeigen können.

Die Verschiebbarkeit der Teilchen zeigen neben anderen Tatsachen in sehr schöner Weise die Zentrifugierungsversuche an Amphibieneiern, die O. Hertwig und Gurwitsch zwecks entwicklungsmechanischer Studien angestellt hatten. Denn hierbei lassen sich ohne Schaden für Leben und Entwicklung der Eier die Dotterkörperchen aus dem oberen in den unteren Eiteil hineinzentrifugieren, was natürlich nur bei einem flüssigen Aggregatzustand und dem Mangel erheblich fester Strukturen möglich ist.

Die schlagendsten Argumente für die Verschiebbarkeit der Teilchen und den flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas liefern jedoch die sogenannten Plasmaströmungen, die bei den verschiedensten Tier- und Pflanzenzellen angetroffen werden (siehe auch Pseudopodienbewegung, S. 121 u. f.). Eines der schönsten Beispiele dieser Art bildet die erste Prothalliumzelle von *Chara foetida*. Nach Rhumbler kann man den flüssigen Zustand der in Strömung befindlichen wandständigen Plasma-

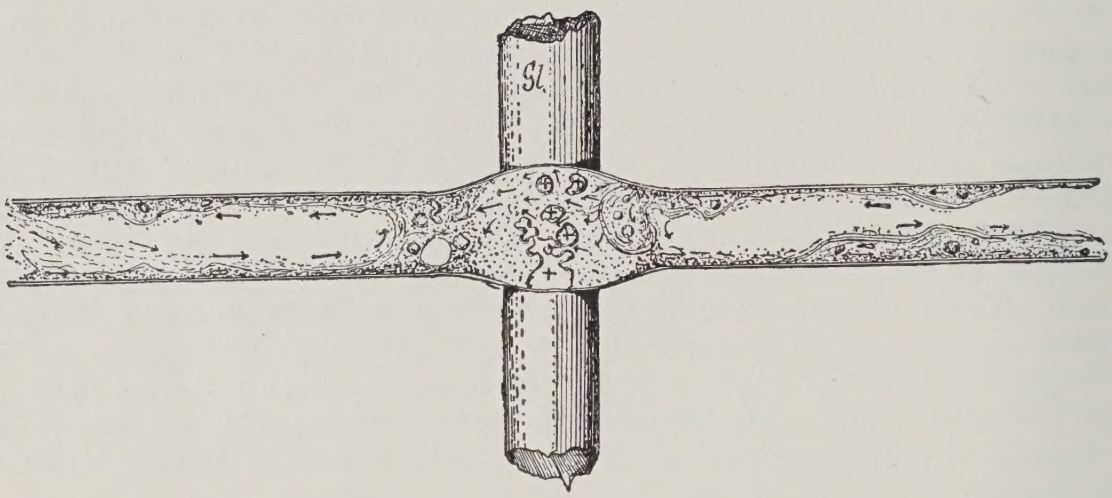


Abb. 8. Stück einer auf einem kreuzenden Glasfaden durch den Deckglasdruck aufgepreßten *Chara*-Zelle. An der verbreiterten Klemmstelle hat das zähflüssige Plasma haltgemacht (vgl. die eingezeichneten Kreuze), während das dünnflüssige Plasma (vgl. die Pfeile) noch über die Quetschstelle hinüberfließt. Der Zellsaft hat sich von der Klemmstelle völlig zurückgezogen. Vergr. 50. Nach Rhumbler, 1902.

masse experimentell dadurch noch sicherer stellen, daß man einzelne oder mehrere in Strömung treibenden Körperchen künstlich festhält und sich dann durch Messung überzeugt, daß das Festhalten der Körperchen in dem Strom keine meßbare Verzögerung der Strömung veranlaßt. Das Festhalten der Körperchen erreicht man in der einfachsten Weise, indem man die zu beobachtende Zelle quer über einen feinen Glasfaden legt und dann durch ein Deckglas beschwert (Abb. 8).

Ad 2. Die Inkompressibilität gegenüber nicht zu hohen Drucken läßt sich zwar angesichts des geringen Volumens der Zellen nicht exakt experimentell beweisen, jedoch indirekt erschließen aus der Tatsache, daß die Protoplasmaströmung durch einen lokalen Druck von mehreren Atmosphären in keiner Weise beeinflußt wird. In einfacher Weise kann man einen solchen Druck nach Rhumbler an *Chara*-Zellen erreichen, indem man die Zellen unter dem Deckglas mit Hilfe des in Abb. 9 abgebildeten einfachen Apparates durch Auflegung von verschiedenen Gewichten verschiedenen Drucken aussetzt. Die Versuche ergaben, daß sich bis zu Drucken von etwa 4,6 Atm. die Geschwindigkeit der *Chara*-Strömung in keiner merklichen Weise ändert. Durch

Ausführung der Versuche bei verschiedenen Temperaturen wurde dieses Resultat noch erhärtet; denn die mittlere Strömungsgeschwindigkeit zeigt dann zwar eine deutliche Abhängigkeit von der Temperatur; bei den unter Druck befindlichen Zellstrecken ist diese Abhängigkeit der Strömungsgeschwindigkeit von der Temperatur aber genau die gleiche, wie bei einer gleichzeitig beobachteten nicht unter Druck stehenden Zellstrecke.

Ad 3a) Nach dem ersten Kapillaritätsgesetz müssen flüssige Substanzen in einem freibeweglichen Medium minimale Oberfläche, also Kugel-

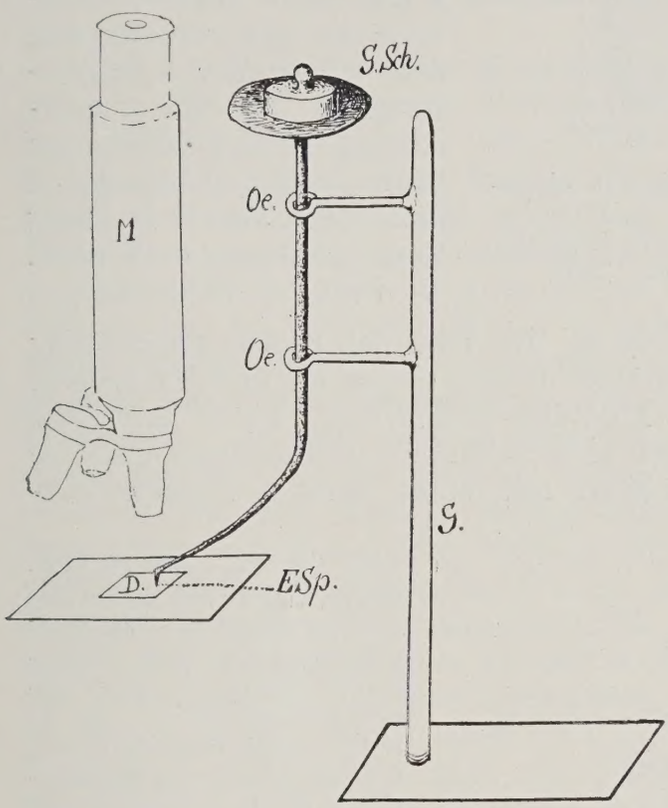


Abb. 9.

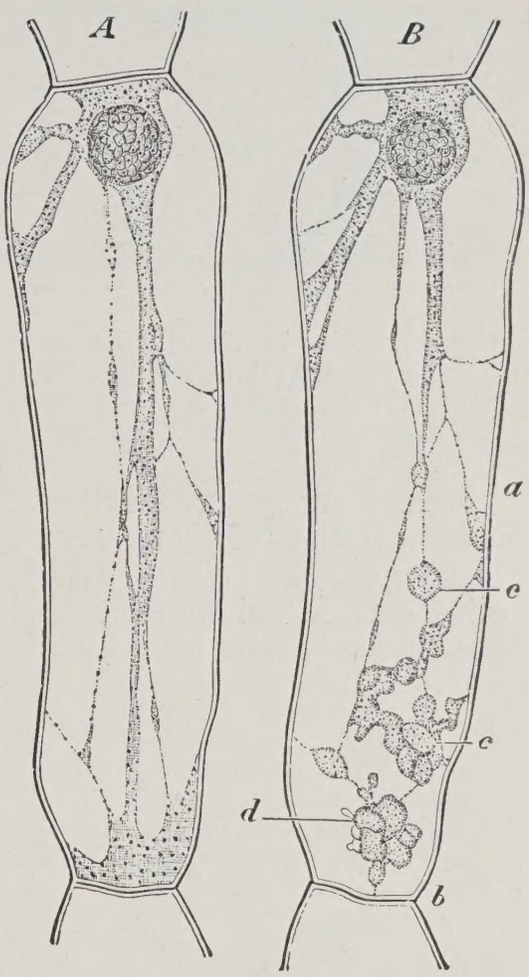


Abb. 10.

Abb. 9. Apparat zur Ausführung von Druckversuchen. *G.* Gestell, durch dessen Ösen ein Metallstab durchgeführt ist, der oben die Gewichtsschale (*G. Sch.*) trägt und unten in die Endspitze (*E. Sp.*) zugefeilt ist. Diese Endspitze ruht auf dem Deckglas (*D.*) des unter dem Mikroskop (*M*) ruhenden Präparates und vermittelt diesem abzüglich der in den Ösen verlorengehenden Reibung den auf *G. Sch.* aufgesetzten Gewichtsdruck. Nach Rhumbler, 1902.

Abb. 10. Zelle aus den Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica*. A Ruhige Protoplasmaströmung auf den Protoplasmasträngen. B Das Protoplasma hat sich nach Reizung zu Klumpen und Kugeln bei *a, b, c, d* kontrahiert. Nach Kühne aus Verworn.

gestalt annehmen. Für ganze Zellen, wie für einzelne Zellbestandteile ist das Zutreffen dieser Forderung eine altbekannte Tatsache. So kugeln sich nackte Zellen, wie Amöben, plasmolysierte Pflanzenzellen (s. unten S. 53), aus den Schalen herauspräparierte Foraminiferen (s. oben) zu einer Kugel ab. Schneidet man von einer Amöbe oder von einer anderen nackten Zelle größere oder kleinere Teile ab, so nehmen dieselben wiederum Kugelgestalt an. Auch für isolierte Furchungszellen verschiedener Eier (Roux, Herbst) und für die Grenz-

flächen der Furchungszellen selbst während normaler Furchungen (Driesch, Wilson u. a.) trifft die Geltung des Minimalflächengesetzes zu. Aber auch an vielen, im Innern der Zelle zu beobachtenden Erscheinungen kann man sich von der Gültigkeit desselben überzeugen; so nehmen größere und kleinere Flüssigkeitsansammlungen innerhalb der Zelle ebenfalls wiederum Kugelform an, worauf Bütschli zuerst aufmerksam gemacht hat, und die fließenden Plasmastränge, die bei unverletzten Pflanzenzellen zu beobachten sind, ballen sich bei elektrischer Reizung kugelig zusammen (Kühn, Verworn) (Abb. 10).

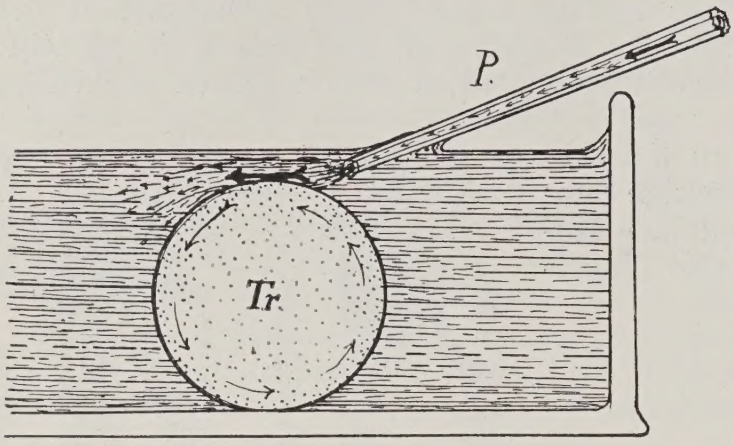


Abb. 11. Ein in einer anderen Flüssigkeit eingebetteter Tropfen (*Tr.*) wird durch den aus der Pipettenspitze (*P.*) ausgepreßten Flüssigkeitsstrom in konforme Rotation versetzt. Nach Rhumbler, 1902.

Auf der anderen Seite läßt sich bei den lebenden Zellen gleichzeitig eine auffallende Inkongruenz gegenüber diesem ersten Kapillaritätsgesetz feststellen. In einem flüssigen Medium befindliche, nicht mit ihm mischbare Flüssigkeitstropfen lassen sich nämlich durch genügend starke Strömungen, die man durch Spritzen mit einer spitzen Pipette tangential zur Oberfläche des schwebenden Tropfens erzeugen kann, stets im Innern in konforme Strömungen versetzen (Abb. 11). Bei einer lebenden Zelle, selbst bei einer nackten leichtflüssigen Amöbe gelingt dies jedoch nicht. Erst wenn die Zellen abgestorben sind, lassen sich

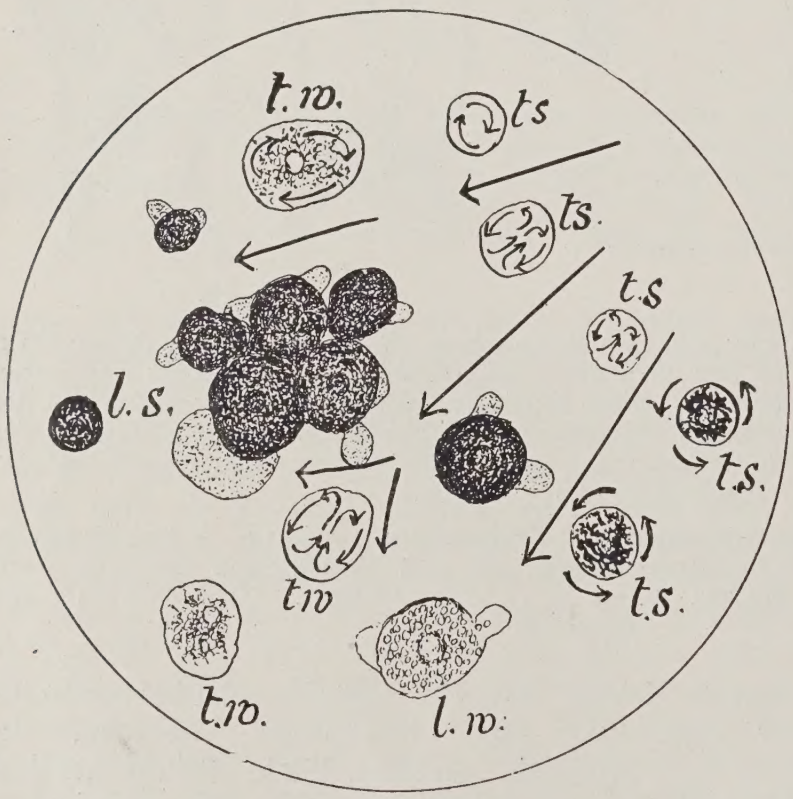


Abb. 12. Isolierte Blastomeren von *Triton taeniatus*. Die in einem Gesichtsfelde zusammenliegenden Blastomeren verhalten sich Strömungen gegenüber, die im umgebenden Medium (Pfeile) erzeugt werden, in verschiedener Weise, je nachdem sie leben oder nicht. Die abgestorbenen Blastomeren werden durch die vorbeiziehenden Ströme in konforme Wirbel versetzt, die lebenden nehmen dagegen keine Notiz von ihnen, sondern senden wie gewöhnlich nach der Isolierung ihre Pseudopodien aus. *l.s.* lebende schwarze, *t.s.* tote schwarze, *l.w.* lebende weiße, *t.w.* tote weiße Blastomere. Einzelne der Zellen sind nicht ausgezeichnet, um die Strömungspfeiler deutlicher hervortreten zu lassen. Vergr. 100. Nach Rhumbler, 1902.

auch in ihnen, wie in leblosen Flüssigkeitstropfen, die gleichen Rotationsströme hervorrufen (Abb. 12). Rhumbler erklärt diese Inkongruenz ausschließlich durch die Wabenstruktur des Protoplasmas (s. unten S. 59), doch scheint uns diese Erklärungsmöglichkeit zwar für manche Fälle gegeben und gültig, aber nicht für alle, ja für viele ausgeschlossen (vgl. hierzu Plasmastruktur S. 59 u. f.). Auch besondere Oberflächenhäutchen, teilweise oder ganze Gelbildungen der Zellhaut, können mit der gleichen oder mit größerer Berechtigung zur Erklärung derartiger Erscheinungen herangezogen werden.

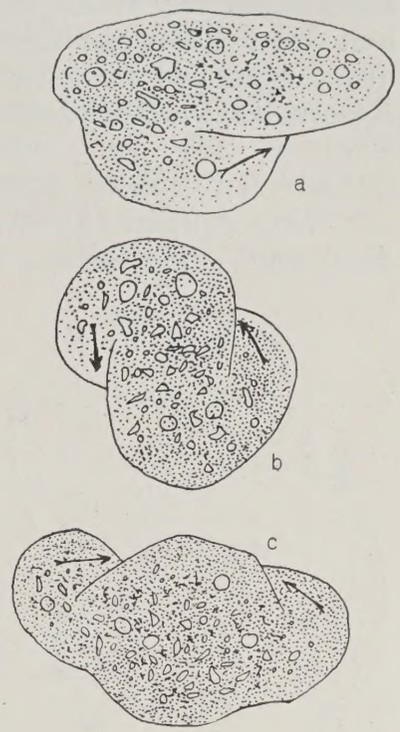


Abb. 13. Randwinkelbildung bei der eruptiven Pseudopodienbildung von *Pelomyxa penardi* Rhumbler. Verschiedene Exemplare. Die Pseudopodien fließen mit einem Randwinkel (von etwa 70°) über die Amöbenoberfläche hin. Randwinkel durch Pfeile gekennzeichnet. Vergr. 200. Nach Rhumbler, 1905.

Ad 3b) Das zweite Kapillaritätsgesetz besteht aus zwei Untersätzen, dem Randwinkelsatz und dem Ausbreitungssatz. Nach dem ersteren muß eine Flüssigkeit bei Berührung mit einer festen Wand bei gleichen Außenbedingungen stets denselben Winkel bilden. Auch dieses Gesetz finden wir bei lebenden Zellen in schönster Weise verwirklicht. So vermögen manche Amöben sogenannte Bruchsackpseudopodien zu entwickeln; die mehr oder minder feste Ektoplasmahaut wird dabei an einer Stelle durchbrochen, und das flüssige Entoplasma fließt dann über diese feste Haut hinweg und bildet dabei einen ganz konstanten Winkel mit der darunter liegenden Ektoplasmahaut. So ist bei der in Abb. 13 abgebildeten *Pelomyxa Pénardi* bei Zimmertemperatur ein konstanter Randwinkel von 70° nachweisbar (Rhumbler). In ähnlicher Weise ist auch ein bestimmter Randwinkel an den Pseudopodien der Dysenterieamöbe zu konstatieren (Abb. 14) (Hartmann). In noch sinnfälligerer Weise läßt sich der

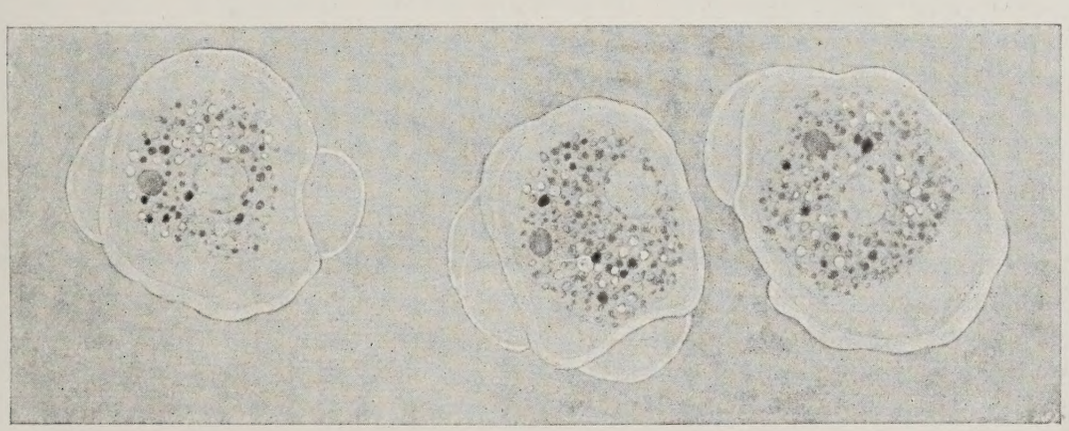


Abb. 14. *Entamoeba histolytica* Schaud. mit Bruchsackpseudopodien. Dasselbe Individuum in drei verschiedenen Stadien der Bewegung. Vergr. 950. Nach Hartmann.

Randwinkel bei den polythalamen Foraminiferen aufzeigen. Hier stoßen die einander entsprechenden Kammerteile stets unter gleichem Randwinkel mit den darunter liegenden älteren Kammerteilen zusammen. Es

kommt das daher, daß beim Wachstum der Foraminifere das Protoplasma aus der alten Kammer hervorquillt und dann über die Oberfläche der alten Kammer unter ganz bestimmtem Randwinkel hinwegfließt. Wenn nun das hervorgequollene Protoplasma an seiner Oberfläche eine Kammer ausscheidet, so wird durch den ausgeschiedenen neuen Kammerteil dieser Randwinkel dauernd fest fixiert (Abb. 15). Die große Bedeutung dieses Prinzips für das mechanische Verstehen der Foraminiferenschalen werden wir später noch genauer kennen lernen (s. S. 95 u. f.).

Der Ausbreitungssatz des zweiten Kapillaritätsgesetzes, nach dem eine Flüssigkeit von geringerer Oberflächenspannung auf einer solchen von stärkerer zu einem feinen Häutchen sich ausbreiten muß (z. B. Öl auf Wasser), läßt sich ebenfalls für lebende Zellen in experimenteller Weise bestätigen. Schon Quincke hatte festgestellt, daß wässerige Kolloidlösungen eine geringere Oberflächenspannung gegen Luft besitzen als reines Wasser, und neuerdings hat Czapek direkt die Größe der Oberflächenspannung von Pflanzenzellen auf ca. 0,5 bis 0,6 berechnet. Man muß daher erwarten, daß wirklich nackte Zellen, auf Wasser gebracht, ebenfalls zu einem feinen Häutchen ausfließen. Wie Rhumbler gezeigt hat, trifft das tatsächlich für lebende Furchungszellen von Amphibien und für gewisse dünnflüssige Amöben zu. Präpariert man Furchungszellen von Amphibien aus ihren Hüllen und bringt sie mit Hilfe einer Pipette oder eines Spatels mit einer reinen Wasseroberfläche in Berührung, so werden diese Zellen augenblicklich auseinandergerissen, und die Zellsubstanz breitet sich ganz wie Öl auf Wasser als feinstes Häutchen auf der Oberfläche aus (Abb. 16). Bei Pylomyxen hat Pénard schon beobachtet, daß sie unter Umständen bei Berührung mit der Oberfläche zerschellen und sich auf der Wasseroberfläche ausbreiten, und Rhumbler hat dies sehr schön für *Amoeba limicola* aufgezeigt. Während diese Amöbe selbst bei Erzeugung von starken Strömungen und Wirbeln ruhig und gleichmäßig ihre Pseudopodien bildete, solange sie im Innern des Wassers sich befand, platzte sie augenblicklich, sobald irgendwo ein Pseudopodium mit der Oberfläche des Wassers in Berührung kam. Die meisten Amöben zeigen allerdings nicht diese Erscheinung; kann man doch selbst beobachten, daß viele Formen nach Schneckenart auf der Unterseite der feinen Oberflächenhaut des Wassers hinzukriechen vermögen. Eine etwas stärkere Ausbildung der Oberflächenhaut (siehe unten) genügt offenbar, um die Wirksamkeit des zweiten Untersatzes des zweiten Kapillaritätsgesetzes aufzuheben. Bei der großen Mehrzahl aller Zellen kann der Satz schon aus dem Grunde nicht zur Geltung kommen, weil die Oberflächen der Zelle nicht mehr eine reine Flüssigkeits- oder Solphase aufweisen und sehr viskös sind, ja vielfach direkt im Gelzustand sich befinden.

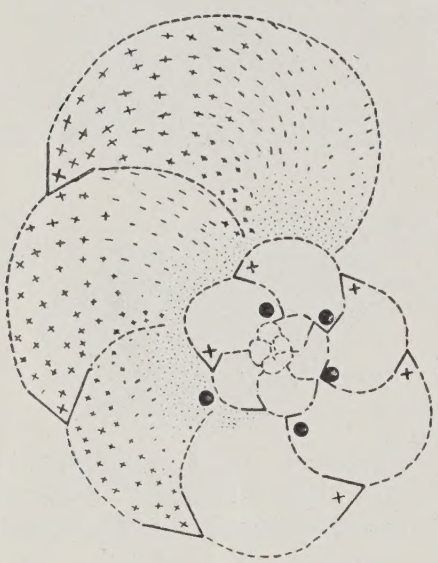


Abb. 15. Schema zur Veranschaulichung der verschieden großen Randwinkel durch das heteromorphe Cytoplasma einer *Pulvinulina* (Foraminifere). Die Heteromorphie ist durch verschiedene Musterung in den drei letzten Kammern wiedergegeben. Der punktierte Protoplasmateil erzeugte einen Randwinkel von 90° (schwarze Kreise ●), der durch Kreuzstrichung veranschaulichte einen solchen von 60° (Kreuze +). Nach Rhumbler.

Ad 3c) Der Prüfung des dritten Kapillaritätsgesetzes an lebenden Zellen stehen große Schwierigkeiten entgegen. Immerhin zeigten gelegentliche Versuche von Rhumbler mit Myxomycetenplasmodien, daß die Plasmodiensubstanz tatsächlich in einer kapillaren Röhre steigt. Doch ist der Erfolg des Versuches von verschiedenen Bedingungen, wie Feuchtigkeitsgehalt der Luft und dem Entwicklungsstadium des Plasmodiums, abhängig.

Die bisher geschilderten Prüfungen des Aggregatzustandes lebender Zellen ergaben, daß ein großer Teil tierischer und pflanzlicher Zellen, vor allem Protozoen und embryonale Pflanzen- und Tierzellen,

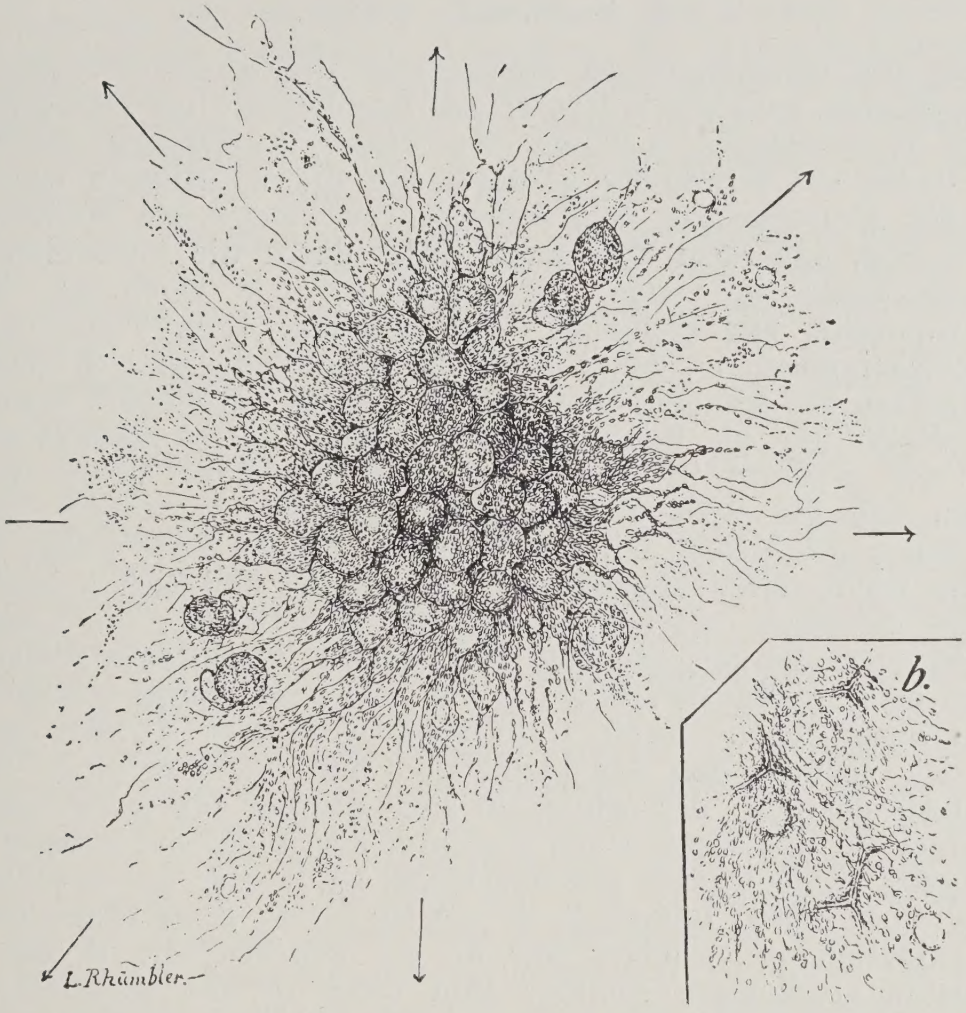


Abb. 16. Ein mit der Oberfläche des Wasserspiegels in Berührung gebrachtes Blastomerenaggregat wird auseinandergezogen und die Blastomerensubstanz als feinstes Häutchen auseinandergebreitet. In b ein Teil stärker vergrößert, einzelne Zellkanten und -kerne sichtbar. Vergr. a 30, b 90. Nach Rhumbler, 1902.

allen physikalischen Forderungen, die man an eine Flüssigkeit stellen muß, genügen, und daß daher ihr Aggregatzustand vorwiegend als ein flüssiger anzusprechen ist.

Immerhin hatten wir bei unseren Prüfungen Fälle kennen gelernt, die sich nicht ganz den erwarteten Gesetzen fügten. Und derartige Fälle lassen sich nun noch reichlich vermehren, besonders wenn man ältere tierische Gewebszellen zur Prüfung benutzt. In den meisten Fällen läßt sich feststellen, daß die Oberfläche lebender Zellen, die sich den Flüssigkeitsgesetzen nicht restlos fügen, mehr oder minder in einem festeren, gelartigen Aggregatzustand sich befindet. Die ganzen Inkongruenzen ergeben sich eben aus der kolloidalen Natur der lebenden Substanz. Rhumbler hat zwar den Versuch gemacht, die meisten

dieser Inkongruenzen aus einer besonderen Struktur des Protoplasmas, nämlich der sogenannten Waben- oder Spumoidstruktur im Sinne Bütschlis abzuleiten, doch ist ein solcher Schluß bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse nicht notwendig und zwingend. Die erwähnten Erscheinungen lassen sich viel ungezwungener bei einer Auffassung des Protoplasmas als kolloidales Gemisch verstehen. Ehe wir daher die Morphologie und die Strukturtheorien des Protoplasmas besprechen, erscheint es uns angebracht, eine, wenn auch kurze, Darstellung der kolloidalen Eigenschaften zu geben.

3. Kolloidale Natur.

Fast alle lebenswichtigen Bestandteile des lebenden Protoplasmas sind Stoffe von kolloidaler Natur, das Protoplasma ist vorwiegend ein Gemisch verschiedener Kolloide. Zu dieser Auffassung werden wir einmal durch die Erwägung geführt, daß die wichtigsten chemischen Stoffe des Protoplasmas, wie Eiweißkörper und viele Kohlehydrate, Kolloide sind, außerdem aber auch direkt durch die Feststellung, daß das Protoplasma in vielen Eigenschaften, wie Quellung, Adsorption usw., völlig mit Kolloiden übereinstimmt. Zum Verständnis der Lebenserscheinungen ist daher die Kenntnis der physikalisch-chemischen Eigenschaften der Kolloide unerläßlich. Was sind Kolloide? Graham, der die Natur und die Bedeutung der Kolloide zuerst erkannt und den Begriff der Kolloide in die Wissenschaft eingeführt hatte, war der Meinung, daß die Welt der Materie scharf und prinzipiell in zwei Stoffgruppen geschieden sei, die Kristalloide, wie Salze, Zucker usw., die leicht durch Membranen diffundieren und sich kristallinisch aus ihren Lösungen abscheiden, und die Kolloide, die kaum oder gar nicht durch Pergamentpapier und tierische Membranen diffundieren und sich beim Eindunsten in Form von festen amorphen Gallerten und Flocken ausscheiden. Heute weiß man, daß diese Auffassung nicht richtig ist, sondern daß der kolloidale Charakter nur einen Zustand der Materie darstellt, der prinzipiell allen Stoffen zukommen kann, wie der echtgelöste und feste, einen Zustand, der durch die äußerst innige Vermengung zweier Phasen gekennzeichnet ist, bei der die verteilte Phase nicht, wie bei echten Lösungen, notwendig bis zu ihren Molekülen oder Ionen aufgeteilt ist, sondern nur bis zu Teilchen, die in der Regel noch ultramikroskopisch sichtbar sind (500 $\mu\mu$ und darunter). Man weiß, daß die kolloidalen Lösungen auf der einen Seite durch alle Zwischenstufen bis zu echten Lösungen übergehen, daß aber auf der anderen Seite auch keine Grenze besteht gegenüber den grob dispersen Suspensionen und Emulsionen. (Erstere sind Aufschwemmungen fester Teilchen, letztere solche von flüssigen in einer anderen Flüssigkeit, bei denen die Teilchen mit dem Mikroskop erkannt werden können. Teilchen über 500 $\mu\mu$). Auch der Begriff des Amorph-festen ist nicht notwendig mit dem des Kolloiden verbunden, da man heute vielfach den kristallinischen Charakter kolloidal verteilter Stoffe, z. B. von Goldsolen, kennt. Ein und derselbe Stoff kann echt gelöst, kolloidal zerteilt und grob dispers vorkommen und der Begriff „Kolloid" bezeichnet daher heute nur einen bestimmten Verteilungsgrad der Materie. „Man nennt Gebilde kolloid, die aus zwei oder mehr Phasen bestehen und bei denen die Bausteine mindestens einer Phase eine Größe von 1—500 $\mu\mu$ haben, mögen diese Bausteine besonders große Einzelmoleküle sein oder aus Kristallteilchen, Teilchen eines amorphfesten Stoffes, Tröpfchen oder Gasbläschen be-

stehen, die zwar sehr klein, aber doch sehr viele Einzelmoleküle enthalten"[1]) (Freundlich).

Mit W. Oswald gebraucht man den Begriff dispers ganz allgemein für die Kennzeichnung des Verteilungszustandes eines Stoffes, und nennt den Zustand, bei dem die Teilchen von kolloidaler Größe sind, kolloiddispers, jene Gebilde, die wie die Suspensionen und Emulsionen gröbere, mit dem Mikroskop sichtbare Teilchen enthalten — grobdispers. Die echten Lösungen bezeichnet man demgegenüber als molekular- und iondispers. Bei den kolloiden Lösungen und den grobdispersen Systemen unterscheidet man die disperse Phase, d. h. diejenige, die, wie z. B. Eiweiß, in die kleinen Teilchen aufgeteilt ist, und die umgebende Flüssigkeit, das Dispersionsmittel. Die Teilchen der dispersen Phase sind voneinander durch das Dispersionsmittel getrennt; sie haben demgemäß konvexe Grenzflächen, während das Dispersionsmittel in sich zusammenhängt und mit konkaven Flächen an die disperse Phase grenzt.

Man kann sowohl eine kolloidale Lösung von einem grob-dispersen Zustand aus erreichen; das geschieht z. B. wenn man Milch, in der ja Fetttröpfchen von etwa 3 μ Durchmesser grobdispers verteilt sind, homogenisiert, wobei auf mechanischem Wege die Fettkügelchen zu ultramikroskopischer Größe verkleinert werden und dadurch der kolloidale Zustand erreicht wird. Auf der anderen Seite kann man auch von echten Lösungen aus durch Aneinanderlagerung der Lösungsmoleküle zu dem kolloidalen Zustand gelangen.

In den meisten Fällen lassen sich die kolloidal verteilten Teilchen mit Hilfe des Ultramikroskopes sichtbar machen. Diese Sichtbarmachung beruht darauf, daß die in der kolloidalen Lösung befindlichen Teilchen das schräg auf sie fallende Licht seitlich nach oben abbeugen und dadurch aufleuchten. Auf diese Weise lassen sich in vielen Solen Teilchen von 10—500 $\mu\mu$ nachweisen. Doch ist es nicht immer möglich, unter Umständen sogar größere Teilchen, zu erkennen, wenn sich ihre optischen Eigenschaften nicht genügend stark von der sie umgebenden Flüssigkeit unterscheiden, was vielfach bei kolloidalen Eiweiß- und Stärkelösungen wegen des Wasserreichtums ihrer Teilchen der Fall ist.

Bei Betrachtung eines Soles mit dem Ultramikroskop beobachtet man, daß die Teilchen nicht stille stehen, sondern in einer unaufhörlichen lebhaften Bewegung sich befinden. Das gilt nicht nur von echt kolloidal gelösten Teilchen, sondern auch von grobdispersen Systemen. Es ist dies die schon 1827 von dem englischen Botaniker Brown beobachtete sogenannte Brownsche Molekularbewegung. Diese Bewegung erklärt sich in folgender Weise: In einem Gas und einer echt gelösten Flüssigkeit sind nach der kinetischen Gastheorie die einzelnen Moleküle in lebhafter Bewegung. Diese Moleküle stoßen nun gegen die einzelnen Kolloidteilchen und übertragen so die Wärmebewegung auch auf diese. Diese Bewegung ist äußerst unregelmäßig und zickzackförmig und läßt sich kennzeichnen durch die sogenannte Verschiebung eines Teilchens, d. i. die geradlinigen Verbindungsstücke einer Zickzackkurve. Ohne auf die Gesetzmäßigkeiten, die für die Brownsche Molekularbewegung gelten, näher einzugehen, sei nur hervorgehoben, daß die Verschiebung eines Teilchens abhängig ist von der Zähigkeit der Flüssigkeit, der Größe der Teilchen, der Tempe-

1) Als Phase bezeichnet man einen völlig homogenen Zustand, indem optisch kein Raumteil von dem anderen unterschieden werden kann (reines Gas, die Lösung eines echten gelösten Stoffes, einheitlicher Kristall usw.).

ratur u. a. Daher gibt die Größe und Schnelligkeit der Verschiebung ein wertvolles Maß ab zur Beurteilung der Viskosität der betreffenden Flüssigkeiten, was für viele biologische Vorgänge recht bedeutungsvoll ist.

Die folgende Tabelle aus Freundlich gibt einen guten Überblick über den Zusammenhang der verschiedenen Zustände der Materie (echte Lösungen, kolloidale Lösungen und grobdisperse Systeme) und ihrer charakteristischen Eigenschaften mit der Größe der Teilchen.

0,1 μμ	1 μμ	10 μμ	100 μμ	1 μ	10 μ	100 μμ	1 mm
Ultramikroskopisches Gebiet				Mikroskopisches Gebiet			
Teilchen zeigen Brownsche Bewegung				Keine sichtbare Brownsche Bewegung			
Teilchen gehen durch ein gewöhnliches Papierfilter				Teilchen werden durch Papierfilter zurückgehalten			
Teilchen zeigen gesteigerte Löslichkeit				Teilchen haben gewöhnliche Löslichkeit			
Wahre Lösungen		Kolloidale Lösungen		Emulsionen und Suspensionen			
0,1 μμ	1 μμ	10 μμ	100 μμ	1 μ	10 μ	100 μμ	1 mm

Um eine Vorstellung von der Größenordnung der Teilchen verschiedener natürlicher Stoffe und ihres Zustandscharakters zu geben, sei noch folgende Liste aus Tschermak hier wiedergegeben.

Übersicht der Teilchengröße verschiedener Stoffe.

Gruppenzugehörigkeit	Analytisch-chemische und strukturelle Qualität	Durchmesser in μμ
1. Lösungsteilchen	Hydratisierte Ionen von NaCl	0,26
	Gasmolekel (im allgemeinen)	0,2—0,7
	Wasserstoffmolekel	0,067—0,159
	Molekel des H_2O-Dampfes	0,113
	„ „ Kohlenoxyds	0,285
	„ „ Alkohols	0,5
	„ von Traubenzucker	0,7
	„ des Chloroforms	0,8
2. Kolloidteilchen	Molekel von löslicher Stärke	5,0
	Teilchen von Alkaloiden	nahe an 1,0 (Ruhland)
	Kolloide Goldteilchen	2,0 bzw. 6,0—130 (Zsigmondy und Siedentopf) Mittel: 66 (The Svedberg)
3. Korpuskeln	Gummigutsuspensions-Teilphasen	600
	Mastixsuspensions-Teilphasen	500—1000
	Koalinsuspensions-Teilphasen	3000
	Reisstärkekörnchen	7000
	Rotes Blutkörperchen (Mensch)	7500

Um in die Fülle der kolloidalen Lösungen, von denen viele ähnliche Eigenschaften gemeinsam aufweisen, Ordnung zu bringen, hat man verschiedene Einteilungen vorgeschlagen, die jedoch alle mehr oder minder künstlich sind. So unterscheidet man reversible und irreversible kolloidale Lösungen, je nachdem der Rückstand nach dem Eintrocknen durch Zufügung von Wasser wieder zu einem Sol aufgelöst werden kann oder nicht. Eine andere Einteilung benutzt die Formart der dispersen Phase als Unterscheidungsmerkmal und spricht von Suspensoiden, falls die Teilchen fest sind, von Emulsoiden, wenn sie flüssig sind. Da aber der Formzustand der Teilchen sich in vielen

Fällen überhaupt nicht feststellen läßt, erweist sich diese Unterscheidung nicht als zweckmäßig. Am meisten eingebürgert ist die Unterscheidung in hydrophile und hydrophobe kolloidale Lösungen. Bei ersteren hat der in Lösung befindliche Stoff offenbar eine große Verwandtschaft zum Wasser, quillt leicht im Wasser auf und hält es fest. Hierher gehören die meisten der biologisch wichtigen Lösungen, wie der Stärke, vieler Eiweißstoffe usw. Sie sind deutlich zäher als Wasser und wenig empfindlich gegen Elektrolyte. Die hydrophoben Lösungen dagegen sind sehr empfindlich gegen Elektrolyte und können durch Salze in geringer Konzentration zum Ausfallen, zur Koagulation gebracht werden, während die Zähigkeit nur wenig von der des Wassers verschieden ist.

Das bisher von den Kolloiden Gesagte gilt in erster Linie von den kolloidalen Lösungen, den Solen, deren Aggregatzustand als Ganzes ein flüssiger ist. Nun ist es aber charakteristisch für viele Kolloide, speziell hydrophile Kolloide, daß sie sehr leicht, und zwar innerhalb derselben Konzentration, in der sie als Sol vorkommen können, in einen mehr oder minder festen gallertigen Zustand überzugehen vermögen, den Gelzustand. Wenn auch der Bau der Gele nicht so allgemein aufgeklärt ist, wie der der Sole, so ist es doch wahrscheinlich, daß hier die Kolloidteilchen durch Aneinanderlagerung sowie durch Adsorption von Wasser so groß sind, daß sie eng aneinandergedrängt und nur durch Flüssigkeitshäutchen von einigen Millionstel Millimetern voneinander getrennt sind. Demgemäß ist bei ihnen die Viskosität eine viel größere, und es fehlt ihnen die Brownsche Molekularbewegung; sie vermögen nur schwach um ihre Ruhelage herumzuschwingen. Besondere Beachtung verdient, daß der Vorgang der Gelbildung meist reversibel ist. Die Sol-Gelumwandlung vollzieht sich in vielen Fällen außerordentlich leicht und rasch. Geringe Änderungen im Elektrolytgehalt (das gilt allerdings mehr für die koagulierenden hydrophoben Sole), leichte mechanische Eingriffe, wie Rühren und Schütteln, genügen oft. So kann man konzentrierte Sole des Eisenoxyds, die zu einem Gel erstarren, durch leichtes Schütteln zu einem Sol verflüssigen, und dieser Vorgang läßt sich beliebig oft wiederholen. Die Umwandlung eines Sols in ein Gel und umgekehrt vollzieht sich durchaus stetig. Es läßt sich z. B. beim Abkühlen nicht ein bestimmter Erstarrungspunkt feststellen, wie das von einer bestimmten Konzentration eines gelösten Salzes gilt, ebensowenig ein bestimmter Schmelzpunkt. Bei konstanter Temperatur verhalten sich viele Sole und Gele in einer Reihe ihrer physikalischen Eigenschaften, wie z. B. Dampfdruck, Leitfähigkeit usw., durchaus gleich und nur die Festigkeit ist beim Gel bedeutend größer als beim Sol. Gerade die weichen Gele haben besonders große Elastizitätsgrenzen, und derartige Gele sind befähigt, sich zu Fäden ausziehen zu lassen, eine Eigenschaft, die vielfach beim lebenden Protoplasma beobachtet werden kann.

Häufig tritt der Fall ein, daß nicht das Sol als Ganzes zu einem Gel erstarrt oder in ihm einzelne Gelflocken oder Gelfäden zur Ausscheidung gelangen, sondern daß sich nur an der Oberfläche einer kolloidalen Lösung eine feine Gelschicht bildet. Solche Oberflächenhäute finden sich besonders bei den kolloidalen Eiweißlösungen, den Kohlehydratsolen usw., sind aber auch bei Lösungen von Seifen und Farbstoffen zu finden. Sie kommen dadurch zustande, daß sich, dem Gibbsschen Adsorptionsgesetz zufolge, diejenigen gelösten Stoffe an der Oberfläche ansammeln, die die Oberflächenspannung erniedrigen. Es

kommt so zu einer Adsorption der oberflächenaktiven Teilchen, die an der Oberfläche dicht zusammengedrängt werden und hier eine Sol-Gel-umwandlung erfahren. Gerade solche Vorgänge spielen im lebenden Protoplasma eine große Rolle. Sie, sowie die mehr oder minder weitgehenden Gelbildungen überhaupt, sind es, die die oben erwähnten Inkongruenzen des Aggregatzustandes des Protoplasmas gegenüber den Gesetzmäßigkeiten, die für reine Flüssigkeiten gelten, bewirken. Diese Widersprüche ergeben sich eben einfach aus der kolloidalen Natur der das Protoplasma aufbauenden Substanzen.

Von den Eigentümlichkeiten der Kolloide seien nun noch einige erwähnt, die biologisch besonders bedeutungsvoll sind. Mit die bedeutsamste ist wohl die, daß bei den Kolloiden infolge ihrer ungeheuren Oberflächenentwicklung die Adsorptionsvorgänge eine außerordentliche Rolle spielen. „Unter Adsorption versteht man eine lockere Bindung, wie sie Gase und gelöste Stoffe namentlich an festen Oberflächen erfahren können." So ist ja die Adsorptionsfähigkeit der Holzkohle für gelöste und gasförmige Stoffe allgemein bekannt. Die Wirkung der Gasmasken im Kriege beruhte auf einer Adsorption der Giftgase durch gepulverte Holzkohle. Charakteristisch für die Adsorptionsvorgänge ist, daß die Adsorption sehr rasch erfolgt und sich leicht auch wieder rückgängig machen läßt.

Besonders bedeutungsvoll ist nun der Umstand, daß an Oberflächen mit Hilfe der Adsorption sich chemische Umsätze vollziehen, die normalerweise nicht stattfinden, daß also durch sie Oberflächenkatalysen möglich sind. Wir werden später sehen, was für eine außerordentlich wichtige Rolle gerade die Oberflächenkatalysen im Leben der Zellen spielen. „Es ist leicht einzusehen, weshalb gerade Adsorptionsvorgänge in so bevorzugtem Maße in den Organismen auftreten. Eine Besonderheit der Lebensvorgänge ist ja, daß sie selbst regulierbar sind. Tritt also irgendeine Störung auf, so erzeugt sie im Organismus eine Gegenwirkung, die sie rückgängig zu machen sucht. Eine grobchemische Reaktion, bei der gleich Stoffe entstehen, die sich nicht ohne weiteres in die Ausgangsstoffe zurückbringen lassen, sind für eine solche Selbstregulierung weniger geeignet als die lockeren Bindungen der Adsorption, bei denen sie viel leichter möglich ist" (Freundlich).

Das ist auch einer der wesentlichen Gründe, warum die Lebenserscheinungen vorwiegend an Kolloide gebunden sind und nicht an molekulardisperse Systeme, deren Oberflächenentwicklung ja noch größer ist als die der ersten. Die echten Lösungen sind nämlich zu lockeren Adsorptionsverbindungen viel weniger befähigt; die lockeren Bindungen sind hier wegen der lebhafteren Molekularbewegung unbeständiger und die ganze Anordnung der Valenzen an der Oberfläche eines kleinen an Atomen armen Moleküls ist eine ganz andere, ungünstigere als an der Oberfläche an Atomen reichen Molekülteilchen.

Eine weitere Eigenschaft von biologischer Bedeutung der Kolloide, speziell der Gele, ist die Quellung. Bringt man eine trockene Gelatineplatte in Wasser, so nimmt sie Wasser in sich auf, erweicht und vergrößert ihr Volumen um ein Vielfaches, sie quillt. Ob bei der Quellung das aufgenommene Wasser durch Adsorption der Kolloidteilchen gebunden wird und diese dabei auseinanderdrängt, oder ob ein echter Lösungsvorgang vorliegt, ist noch umstritten, wenn auch die erstere Möglichkeit viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Solche Quellungen und Entquellungen treten uns bei einer

Reihe von biologischen Vorgängen entgegen. Sie sind wahrscheinlich bei Bewegungsvorgängen (Pseudopodienbewegung, Muskelbewegung) mit im Spiele, und wir werden später bei der Darstellung dieser Vorgänge darauf zurückzukommen haben.

In diesem Zusammenhang sei auch noch auf die lyotropen Reihen (auch Hofmeistersche Reihen genannt) der Ionen der anorganischen Salze hingewiesen, in denen sich eine eigenartige Gesetzmäßigkeit dieser Ionen bei verschiedenen Oberflächenreaktionen zu erkennen gibt, die gerade an verschiedenen Vorgängen von Kolloiden (Fällung, Quellung) zutage treten. Je nach der Lösungswirkung (Lyotropie) resp. umgekehrt Fällungswirkung läßt sich nämlich folgende Kationen- und Anionenreihe zusammenzustellen:

Kationenreihe: $Li > Na > K$
Anionenreihe: $SO_4 > Cl > Br > I, SCN$

Dieselben Reihen werden auch vielfach bei der Beeinflussung physiologischer Vorgänge durch Salze angetroffen, und man schließt daraus, daß ihnen die gleichen Oberflächenwirkungen zugrunde liegen. Doch sei betont, daß in der Aufstellung dieser Reihen (sowie der oft beobachteten Umkehr ihrer Wirkung) in der Literatur oft ziemlich willkürlich verfahren und der Bereich ihrer Geltung fraglos etwas überschätzt wird. Die Verhältnisse im lebenden Protoplasma als einem Gemisch verschiedener, vielfach sogar polydisperser Kolloide sind doch durchaus nicht ohne weiteres mit denen eines einfachen Soles zu vergleichen. So wertvoll die Ergebnisse der Kolloidforschung auch für die Beurteilung vieler biologischer Prozesse sind, so ist doch stets eine gewisse Vorsicht am Platze, da der Einfluß verschiedener Kolloide aufeinander, die dabei sich abspielenden elektrischen Vorgänge usw. noch viel zu wenig aufgeklärt sind, um sie durchschauen zu können.

Schließlich muß die große Bedeutung der kolloidalen Natur für die biologischen Systeme noch darin erblickt werden, daß sie die mannigfachsten Umsätze unter mehr oder minder weitgehender Erhaltung bestimmter Formen der Systeme gestattet. Daß die biologischen Vorgänge an eine bestimmte Form der biologischen Systeme im Ganzen wie im Einzelnen gebunden sind, das ist aber eine der hervorstechendsten Eigentümlichkeiten des Lebens. Die zahlreichen Gelbildungen mit der in neuerer Zeit vielfach nachgewiesenen bestimmten Gestalt ihrer Teilchen (z B. stäbchenförmig-kristallinische Teilchen von Bindegewebsfasern, Muskelfasern usw.) ermöglichen solche mehr oder minder konstante Formen mit weitgehender Reaktionsfähigkeit, an denen sich bestimmte Adsorptionen oder unsymmetrische Quellungen usw. abspielen können.

4. Osmotische Eigenschaften.

Pflanzliche und tierische Zellen zeigen im Innern einen osmotischen Druck, der besonders bei ersteren meist die durchschnittliche Höhe von 5—10, ja 20 Atm. erreicht. In manchen Fällen kann er noch weit darüber hinausgehen, wie z. B. in manchen Schimmelpilzen, wie *Aspergillus niger* und *Penicillum glaucum*, bei deren Kultur auf konzentrierten Zucker- und Salzlösungen Drucke von 157 Atmosphären zustande kommen können. Da die erwachsenen Pflanzenzellen mit großen Zellsaftvakuolen ausgestattet sind (s. unten S. 59), der sich darum erstreckende Plasmaschlauch an der ihn umschließenden festen Zell-

wand aber einen festen Widerhalt findet, so kann in diesen Fällen der osmotische Druck einen besonders hohen Wert erreichen und er führt zu einer Dehnung und Spannung der Zellwand, die mit dem Ausdruck Turgor seit langer Zeit bezeichnet wird. Wie dieser rätselhafte hohe Druck nun im Innern des Plasmas resp. des Saftraumes zustande kommt, wurde durch die klassischen osmotischen Untersuchungen von Pfeffer klargestellt, die bekanntlich den Ausgangspunkt gebildet haben zur physikalischen Aufklärung der Osmose überhaupt und somit zur Entwicklung der modernen physikalischen Chemie.

Um die physikalische Erscheinung der Osmose verständlich zu machen, erscheint es notwendig, mit wenigen Worten auch auf die Diffusion einzugehen. Schichtet man zwei Lösungen von verschiedener Konzentration, z. B. eine starke und schwache Kochsalzlösung, vorsichtig übereinander oder trennt sie durch eine Scheidewand von porösem Ton, so folgt nach einiger Zeit ein vollständiger Austausch der beiden Flüssigkeitsschichten, indem reines Wasser in die konzentriertere Lösung und umgekehrte Kochsalzteile in die weniger konzentrierte Lösung hinüberwandern, bis beide Lösungen in eine vollkommen homogene Lösung von mittlerer Konzentration verwandelt sind. Wenn wir dagegen die beiden Lösungen durch eine semipermeable Wand, z. B. Schweinsblase, trennen, so finden wir, daß die Schweinsblase nur für das Wasser leicht durchlässig ist, dagegen nicht für das Salz. Daraus folgt, daß das Wasser aus der verdünnteren Lösung mit einer gewissen Kraft durch die semipermeable Membran hindurch gesogen wird und somit das Volumen auf der Seite der konzentrierten Lösung steigt. Wenn man daher eine Flasche unten mit einer semipermeablen Wand abschließt, dieselbe mit einer konzentrierten Kochsalzlösung füllt und dann in ein Gefäß mit reinem Wasser eintaucht, so wird man finden, daß in einem der Flasche aufgesetzten dünnen Rohr die Flüssigkeit erheblich steigt (Abb. 17). Dieses Steigen der Flüssigkeitssäule in dem Rohr ist das Maß für den sich steigernden hydrostatischen oder osmotischen Druck. Taucht man eine geschlossene Schweinsblase mit einer gefüllten Salzlösung in reines Wasser, so wird auch hier Wasser in die Schweinsblase eingesogen und die Blase schließlich prall gespannt.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in der Pflanzen- und Tierzelle; auch die Pflanzenzelle bzw. Tierzelle stellt eine von einer semipermeablen Wand umgebene mehr oder minder starke Lösung von Salzen, Zuckerarten usw. dar. Da diese Zellen in der Regel in der Lage sind, Wasser aufzunehmen, so wird auch hier ein gewisser innerer osmotischer Druck herbeigeführt. Bei der tierischen Zelle, bei der die feine semipermeable Plasmahaut keine weitere Stütze hat, kann derselbe naturgemäß nicht sehr weit getrieben werden, ohne daß das System zerplatzen würde, während die Pflanzenzelle einmal durch ihre in großer Menge gelöste Stoffe enthaltende Saftvakuole die Möglichkeit besitzt, höhere Drucke herbeizuführen, andererseits durch ihre feste Zellmembran, gegen welche die sich aufblähende Plasmawand nun gepreßt wird, auch höhere Drucke auszuhalten vermag. Pfeffer hat in seinem Osmometer (Abb. 18) die Pflanzenzelle in der Weise nachgeahmt, daß er in einer gewöhnlichen Tonzelle, wie sie für galvanische Elemente benutzt wird, eine Niederschlagsmembran mit semipermeablem Charakter herstellte. Zu diesem Zweck wird die Zelle mit Kupfersulfatlösung getränkt und dann in eine Lösung von Ferrocyankalium getaucht, wobei das Ferrocyankalium mit dem Kupfer eine Niederschlagsmembran als Ferrocyankupfer bildet

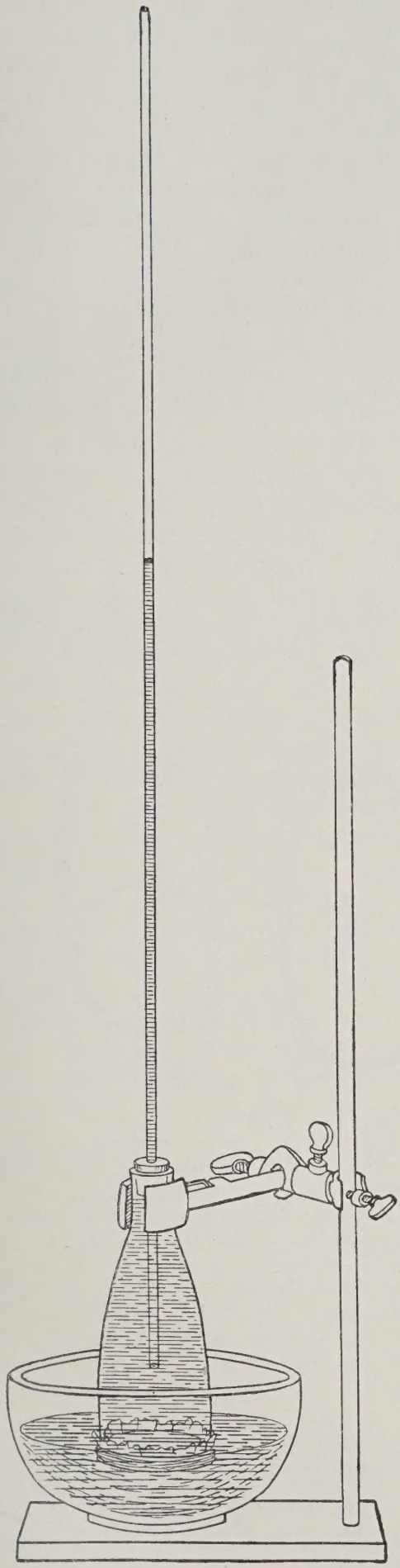


Abb. 17.

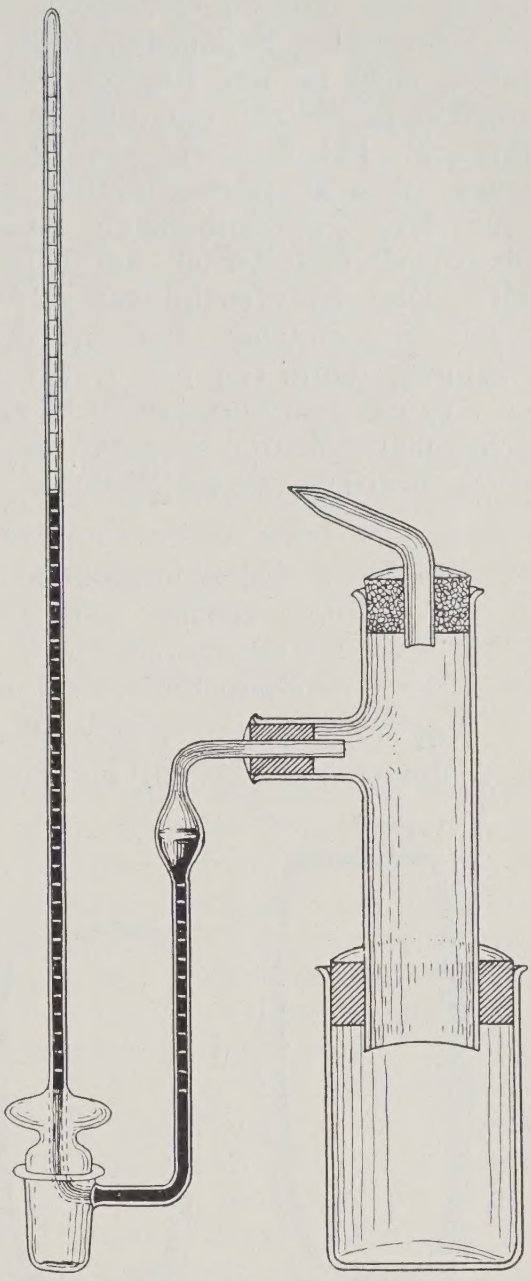


Abb. 18. Pfeffersche Zelle im Längsschnitt. Die Tonzelle, welche eine Niederschlagsmembran enthält, ist in ein Wassergefäß gehängt und trägt seitlich einen Tubus, der sie mit einem Barometer verbindet. Oben ist sie mittels einer zugeschmolzenen Glasröhre von der Luft abgeschlossen. Aus Verworn.

Abb. 17. Dialyseflasche mit Steigrohr. Die unten mit einer einfachen Pergamentpapiermembran verschlossene Flasche ist mit Kochsalzlösung gefüllt und mit ihrem unteren Ende in eine Schale mit Wasser gehängt. Nach Verworn.

und an der inneren Oberfläche ablagert. Indem man nun die Tonzelle mit irgendeiner Salzlösung füllt, sie seitlich mit einem Barometer verbindet, oben an der Füllvorrichtung durch Zuschmelzen der Glasröhre luftdicht abschließt und nun in ein weiteres Gefäß mit reinem Wasser eintaucht, hat man ein Osmometer, mit dem man den osmotischen Druck in dem Barometerrohr an der Quecksilbersäule exakt messen kann. Die Quecksilbersäule steigt natürlich so lange, bis der Quecksilberdruck dem Druck der betreffenden Salzlösung das Gleichgewicht hält. Die Untersuchungen Pfeffers zeigten, daß der osmotische Druck bei gleicher Temperatur einmal von der Konzentration der Lösungen, dann von der Natur der gelösten Substanz und weiter von der Art der semipermeablen Membran abhängig ist. Sie ergaben das zunächst merkwürdige Resultat, daß Kolloide einen geringeren osmotischen Druck besitzen als Kristalloide, wie beifolgende Tabelle demonstriert.

6-proz. Lösungen:

Gummiarabikum	25,9 cm
Gelatine	23,8 „
Saccharose	287,7 „
Salpeter	700,0 „

Auf Grund der Untersuchungen von Pfeffer und der gleich zu schildernden Plasmolyseversuche von de Vries hat später dann

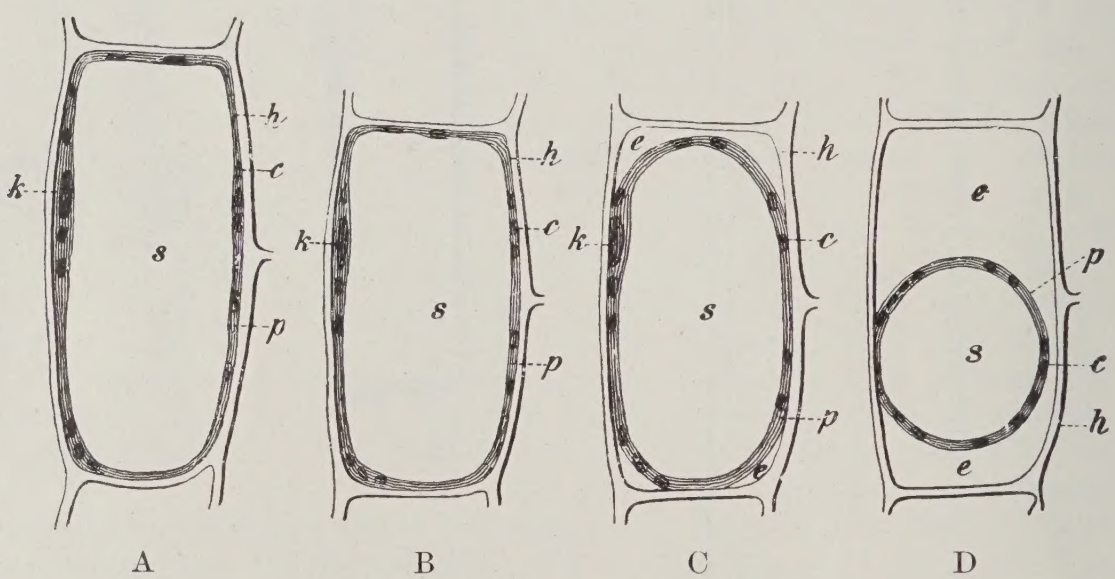


Abb. 19. Schema des Zellturgors einer Pflanzenzelle. *h* Zellmembran, *p* Primordialschlauch, *k* Zellkern, *c* Chlorophyllkörper, *s* Zellsaft, *e* eindringende Salzlösung. Bei A Zelle in voller Turgeszenz, der Primordialschlauch liegt der Zellmembran fest an. Bei B hat der Turgor infolge einwirkender Salzlösung abgenommen, die Zelle ist kleiner geworden, aber der Primordialschlauch liegt der Zellmembran noch an. Bei C ist der Turgor noch geringer geworden, der Primordialschlauch beginnt sich von der Zellhaut, die ihre geringste Größe erreicht hat, abzuheben. Bei D hat der Primordialschlauch sich vollständig zusammengezogen, weil die osmotische Wirkung der von außen her einwirkenden Salzlösung *e* sehr hohe Werte erreicht hat. Nach de Vries aus Verworn.

van't Hoff die Gesetze der Osmose abgeleitet und gezeigt, daß der osmotische Druck bei gleicher Temperatur abhängig ist von der Anzahl der in der Flüssigkeit enthaltenen Moleküle resp. Ionen des gelösten Stoffes.

Statt eines physikalischen Instruments, wie das Pfeffersche Osmometer, kann man sich aber, wie de Vries zuerst gezeigt hat, direkt lebender Pflanzenzellen bedienen, um den osmotischen Koeffizienten

verschiedener Stoffe festzusetzen. Es geschieht dies durch die Methode der Plasmolyse. Dieselbe tritt dann ein, wenn wir eine lebende Pflanzenzelle in eine genügend starke Zucker- oder Salzlösung eintauchen. Da hier nun die umgebende Flüssigkeit eine stärkere Konzentration aufweist, als die gelösten Salze, Zucker usw. in der lebenden Pflanzenzelle, so wird umgekehrt Wasser aus der Pflanzenzelle herausgesogen; es tritt zunächst eine Verkleinerung des Zellvolumens ein und, wenn sich die vorher gespannte Zellwand nicht weiter verkleinert, eine Abhebung des Protoplasten von der Zellwand und schließlich eine völlige Abkugelung. Ersetzt man nun die Salzlösung wieder durch Wasser, so wird wiederum Wasser von der Zelle aufgenommen und sie nimmt nach und nach wieder ihre frühere Gestalt an (Abb. 19). De Vries bestimmte nun die geringste Konzentration einer Salzlösung, welche gerade genügt, um die Ablösung des wandständigen Protoplasten in den Zellecken hervorzuheben. Derselbe Versuch wird mit anderen Stoffen, wie Zuckerlösungen, Kalisalzlösungen usw., wiederholt und wiederum die Grenzkonzentration bestimmt, welche genügt, um die Plasmolyse hervorzuheben. Auf diese Weise kann für die verschiedenartigen Stoffe diejenige Konzentration festgestellt werden, welche dem osmotischen Drucke der betreffenden Pflanzenzelle gleich ist, welche, wie man sagt, isosmotisch oder isotonisch ist.

Stärkere Lösungen als die isotonischen, sogenannte hypertonische Lösungen, rufen also in der Pflanzenzelle Plasmolyse hervor, während umgekehrt in schwächeren, hypotonischen Lösungen der osmotische Druck der Pflanzenzelle und der Turgor derselben eine Erhöhung erfährt und die Zellmembran über ihr normales Maß hinaus gedehnt wird.

Aus den Versuchen von de Vries hat sich ergeben, daß der osmotische Druck der Nichtelektrolyte, wie Zucker, Glyzerin und andere organische Verbindungen, vom Molekulargewicht der Stoffe abhängig ist. Eine Rohrzuckerlösung von 243 g in 1 Liter hat also denselben osmotischen Druck wie eine Glyzerinlösung von 92 g pro Liter. Denn beide Lösungen sind äquimolekular; sie enthalten zwar sehr verschiedene Substanzmengen, jedoch die gleiche Anzahl von Molekeln pro Volum Flüssigkeit. Auf Grund der van't Hoffschen Theorie kann man nun den osmotischen Druck einer bestimmten Konzentration einer Lösung aus dem Molekulargewicht des gelösten Stoffes berechnen. Die auf diese Weise berechneten Werte stimmten weitgehend mit den empirisch gefundenen überein, wie die folgende Liste von Saccharoselösungen zeigt:

Osmotischer Druck.

Konzentration	Gefunden	Berechnet
1 %	0,664	0,665
2 %	1,336	1,336
4 %	2,739	2,742
6 %	4,046	4,050

Bei Elektrolyten liegen die Verhältnisse anders; sie ergeben weit höhere osmotische Drucke, als sie nach ihrem Molekulargewicht ergeben sollten. Es rührt dies daher, daß bei ihnen ein großer Teil der Moleküle in Ionen dissoziiert ist. Der von einer solchen Lösung erzeugte osmotische Druck ist dementsprechend proportional der in der Lösung vorhandenen Zahl von Molekülen plus der Zahl dissoziierter Ionen.

Als semipermeable Membran in den lebenden Zellen — nur

die lebenden Zellen zeigen osmotische Eigenschaften, bei dem Tod der Zelle hören sie jedoch sofort auf, weil die semipermeable Haut zerstört wird — fungiert nun offenbar die oberflächliche Plasmahaut, auch wenn eine solche optisch nicht beobachtet werden kann. Man spricht zwar vielfach bei Pflanzenzellen, die mit einer großen Saftvakuole ausgestattet sind (s. unten), dem ganzen wandständigen Protoplasmaschlauch die Eigenschaften der semipermeablen Wand zu, schon aus dem Grunde, weil in erster Linie der Inhalt der Saftvakuole als osmotisch wirkende Lösung in Frage kommt. Da aber auch pflanzliche Zellen ohne Saftvakuole, wie jugendliche Meristemzellen und tierische Zellen, osmotische Eigenschaften zeigen, hier also im Protoplasma selbstgelöste Stoffe osmotisch wirken, so kann wohl nur die Oberflächenhaut des Protoplasmas als semipermeable Membran angesprochen werden. Bei großen Pflanzenzellen mit zentraler Saftvakuole hätten wir dann zwei Membranen in dem System, eine äußere an der Oberfläche des Protoplasmas und eine innere an der Grenze der zentralen Saftvakuole.

Es leuchtet ein, daß die osmotischen Eigenschaften der Zelle für verschiedenartige physiologische Leistungen von größter Wichtigkeit sind. So spielt der Turgor für die Dynamik und Statik der lebendigen Systeme eine wichtige Rolle, und die lebendige Zelle hat die Fähigkeit, durch Veränderungen der gelösten Stoffe, sei es z. B. durch Bildung unlöslicher komplizierterer Kohlehydrate aus Zuckerlösungen, durch Auskristallisieren von Kalkoxalatkristallen oder umgekehrt durch Lösen von Stoffen u. ähnl., die osmotischen Eigenschaften und somit den Turgor der Zelle mit einem Schlage zu ändern. Andererseits sind die Eigenschaften der semipermeablen Membran von ausschlaggebender Bedeutung für die Aufnahme der Stoffe in die lebende Zelle. Es können natürlich nur solche Stoffe aufgenommen werden, die durch die semipermeable Membran hindurchgehen. Wir werden späterhin beim Stoffwechsel sehen, daß die lebende Zelle die Fähigkeit besitzt, die Eigenschaften ihrer semipermeablen Zellhaut unter verschiedenen physiologischen Bedingungen zu ändern und so „nach Bedarf" Stoffe aufzunehmen oder ihre Aufnahme zu verhindern.

D. Morphologie der Zelle.

1. Form und Größe der Zelle.

Die **Form** der einzelnen Zellen, nicht nur der freilebenden, sondern auch vieler im Zellverband befindlicher Zellen ist eine außerordentlich mannigfaltige, so daß es früher in manchen Fällen schwer war, den Zellcharakter einzelner Zellarten nachzuweisen. Immerhin läßt sich die große Masse sämtlicher Zellarten auf zwei Typen zurückführen, den Typus der Kugel oder des Ellipsoides, der für die freilebenden Zellen gilt, und den des Prismas, der uns im Gewebeverband entgegentritt. Die Kugelform ist die Form mit kleinster Oberfläche, die ein freischwebender Flüssigkeitstropfen annimmt, die prismatische Form ergibt sich, wenn nicht mischbare Flüssigkeitstropfen in einer oder mehreren Lagen unter Druck gegeneinander gepreßt werden. Entsprechend dem flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas müssen sich alle übrigen Formen von diesen beiden Typen ableiten lassen oder es müssen sich besondere physikalische Faktoren geltend machen lassen, die die abweichenden Formen bedingen. An dieser Stelle sei jedoch auf die Formenmannigfaltigkeit und die ihr

zugrunde liegenden physikalischen Faktoren nicht näher eingegangen, da für diese Darstellung ein besonderer Hauptabschnitt in diesem Buche vorgesehen ist. Wir wollen uns hier nur mit einem kurzen Hinweis begnügen, daß neben den erwähnten Haupttypen fast alle nur denkbaren Formen in der Natur sich finden, fein fadenförmige, wie Haarzellen von Pflanzen, Muskel- und Nervenzellen sowie Spermien, abgeplattete, asymmetrische, wie viele Infusorien, mit allerhand Fortsätzen ausgestattete, wie viele Peridineen und Desmidiaceen.

Dieselbe Mannigfaltigkeit, die uns, im ganzen betrachtet, bezüglich der Form der Zellen entgegentritt, finden wir auch hinsichtlich ihrer **Größe.** Den kleinsten Bakterienzellen von ein bis wenigen Mikra Größe stehen Muskelzellen von mehreren Zentimetern, Bastzellen bis 220 mm, ja Nervenzellen von über 1 m gegenüber. Und wenn wir auch von polyenergiden Zellen, die natürlich nicht ohne weiteres mit monoenergiden verglichen werden können, absehen wollen, so finden sich doch auch monoenergide, die die Größe von mehreren Millimetern überschreiten. Meist handelt es sich dabei allerdings nicht um massige Zellformen, sondern um langgestreckte, bei denen trotz erheblicher Länge der Durchschnitt der Plasmamasse nicht stark überschritten wird. Nur die vielen großen tierischen Eier, die alle nur monoenergide Zellen sind, scheinen dem zu widersprechen. Doch ist das nur scheinbar der Fall, da ja die weitaus größte Menge eines Vogeleies z. B. nicht aus Protoplasma, sondern nur aus Reservestoffen besteht und nur die kleine Keimscheibe des Vogeleies die eigentliche Eizelle repräsentiert. Immerhin sind diese außerordentlich kleinen und großen Dimensionen der Zellgröße Ausnahmen, und die durchschnittliche Größe der tierischen und pflanzlichen Zellen bewegt sich zwischen 10 und 100 μ. Dabei ist in Tieren und Pflanzen von Riesenwuchs meist das Maß der Einzelzelle nicht größer als bei den verwandten kleinen Arten (von gewissen Ausnahmen, wie den sogenannten Gigasformen tetraploider Rassen abgesehen). In der Regel ist die Größe für die verschiedenen Organismen und Zellarten eine ganz bestimmte, festgelegte, die nur innerhalb geringer Grenzen schwankt und die nur ausnahmsweise experimentell überschritten werden kann. Auf diese wichtigen Beziehungen zwischen Zellgröße, Wachstum und Fortpflanzung, zwischen Zellgröße und Organgröße werden wir im Abschnitt über den Formwechsel noch eingehender zu sprechen kommen.

2. Cytoplasma.

a) Plasmahaut. Ekto- und Entoplasma. Vakuolen und Saftraum.

Frühere Ausführungen haben gezeigt, daß das Protoplasma zwar eine Flüssigkeit ist, aber als ein Gemisch von Kolloiden eine Flüssigkeit von besonderen Eigenschaften. So sind Protoplasmateile oder ganze Leiber derselben Protozoenart nur höchst selten zum Zusammenfließen zu bringen, wie dies bei reinen Flüssigkeitstropfen der Fall sein müßte. Auch sonst hatten wir Abweichungen von dem zu erwartenden gesetzmäßigen Verhalten der Plasmatropfen kennen gelernt. Diese Inkongruenzen finden ihre Erklärung darin, daß die Oberfläche der Protoplasmatropfen nicht völlig nackt ist, sondern daß stets ein physikalisch-chemisch sich anders verhaltendes Oberflächenhäutchen, eine sogenannte Haptogenmembran, vorhanden ist. Diese ist zwar bei vielen nackten Zellen optisch nicht sichtbar, ihr Vorhandensein kann aber experimentell erschlossen werden. Dabei handelt es sich

aber nicht etwa um eine Eigentümlichkeit, die auf lebende Protoplasmatropfen beschränkt ist, sondern sie findet sich auch sonst bei kolloidalen Flüssigkeiten weit verbreitet. Sie beruht, wie wir schon oben S. 48 gesehen haben, wahrscheinlich auf dem Gibbsschen Phänomen, demzufolge oberflächenaktive, d. h. die Oberflächenspannung herabsetzende Stoffe das Bestreben haben, sich an der Oberfläche eines Flüssigkeitsgemisches anzusammeln. Physiologisch ist diese Oberflächenhaut oder Plasmahaut von der allergrößten Bedeutung, da sie, wie schon bei der Osmose besprochen und beim Stoffwechsel noch genauer beschrieben werden wird, die Aufnahme der Stoffe in der Zelle reguliert. In dem vorliegendem Zusammenhang interessiert uns jedoch nur ihr morphologisches Verhalten. Während, wie schon erwähnt, in manchen Fällen eine besondere Zellhaut nicht optisch wahrgenommen werden kann, tritt sie in anderen Fällen deutlich hervor, meist nach außen scharf abgegrenzt, nach innen dagegen vielfach ohne scharfe Grenze in das Protoplasma übergehend. In wieder anderen Fällen kann dagegen eine doppelt konturierte, auch nach innen abgegrenzte, mehr oder minder feste Membran, eine sogenannte Pellicula oder ein Periplast wahrgenommen werden, wie das bei den meisten Infusorien und Flagellaten, sowie an der Oberfläche von tierischen Gewebszellen (Epithelien) der Fall ist (Abb. 20).

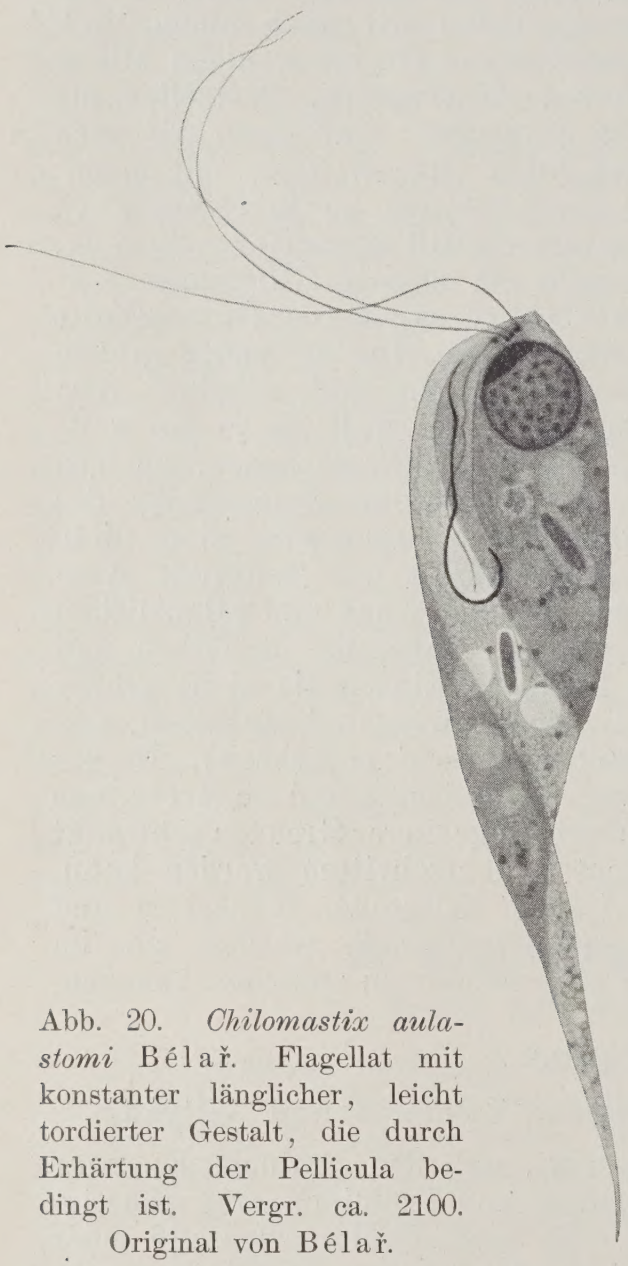


Abb. 20. *Chilomastix aulastomi* Bélař. Flagellat mit konstanter länglicher, leicht tordierter Gestalt, die durch Erhärtung der Pellicula bedingt ist. Vergr. ca. 2100. Original von Bélař.

In früheren Jahren wurde vielfach die Frage diskutiert, ob die Zellhaut, Pellicula usw. aus lebendem Protoplasma bestünde oder ob sie nur eine alloplasmatische Protoplasmaausscheidung darstelle. Wenn man lebende Amöben während ihrer Bewegungsvorgänge beobachtet, bei denen die Plasmahaut fortwährend eingeschmolzen und wieder neu gebildet wird (Genaueres darüber später in dem Kapitel Dynamik), so kann die Entscheidung dieser Frage in ersterem Sinne nicht zweifelhaft sein. Das gilt auch für jene Fälle, wo die Plasmahaut zu einer deutlichen Pellicula erhärtet ist (Amöben) (Abb. 21); ja gerade hier läßt sich in besonders auffallender Weise die Bildung einer neuen Niederschlagsmembran auf dem vorgequollenen oder durchgebrochenen, völlig flüssigen, körnchen- und tröpfchenreichen Entoplasma unter der Einwirkung des sie umgebenden Mediums aufzeigen. Wie ein Kolloid bei geringen Änderungen eben leicht aus dem Solzustand in einen gelartigen über-

gehen kann, so wirkt hier offenbar die Berührung des Innenplasmas mit dem Außenmedium als gelbildender Faktor.

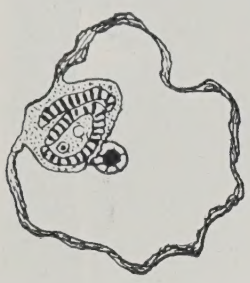


Abb. 21.

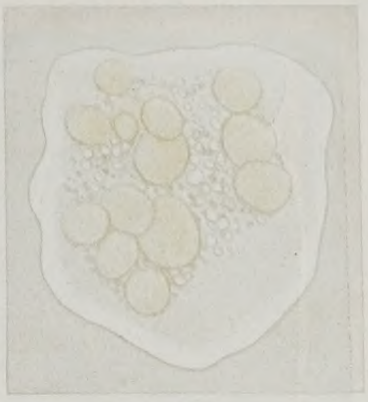


Abb. 22.

Abb. 21. Schnitt durch eine *Amoeba verrucosa*, mit KOH behandelt. Nur das verdickte Ektoplasma an der Oberfläche (Pellicula) und um den Nahrungsballen, sowie der Kern blieben ungelöst. Nach Rhumbler, 1898.

Abb. 22. *Entamoeba histolytica* Schaud. Deutliche Differenzierung von Ekto- und Entoplasma. Im Entoplasma gefressene rote Blutkörperchen. Vergr. 950. Nach Hartmann.

Auch die Erscheinung, daß das Protoplasma vieler Protisten, speziell der nackten Amöben, aber auch der Myxomyceten und der meisten Infusorien in zwei verschiedene Schichten differenziert ist, in eine äußere zähflüssigere, das Ektoplasma oder die Hautschicht (Botanik), und eine innere, leichtflüssigere, das Entoplasma (Körnerplasma der Botaniker), ist, außer von der Beschaffenheit des Protoplasmas der betreffenden Formen, fraglos durch die Einwirkung des Außenmediums auf die Plasmakolloide bedingt (Abb. 22). Abgesehen von der Pseudopodienbildung der Amöben, bei der sich auch die Ausbildung des Ektoplasmas unter der Einwirkung des Außenmediums deutlich zeigt, kann dies in eindringlicher Weise durch Zerschneidungsversuche an Amöben und Infusorien aufgezeigt werden. Schneidet man nämlich eine Amöbe oder ein Infusor der Quere nach durch, so daß das Entoplasma frei an die Oberfläche gelangt, dann bildet sich sofort unter der Einwirkung des Außenmediums dieses Entoplasma nun wiederum in Ektoplasma um und scheidet an seiner Oberfläche eine neue Plasmahaut ab. Ekto- und Entoplasma sind mithin nicht zwei verschiedene Plasmaarten, sondern nur verschiedene Zustandsphasen ein und derselben Substanz. Das Ektoplasma der Amöben ist meist ganz

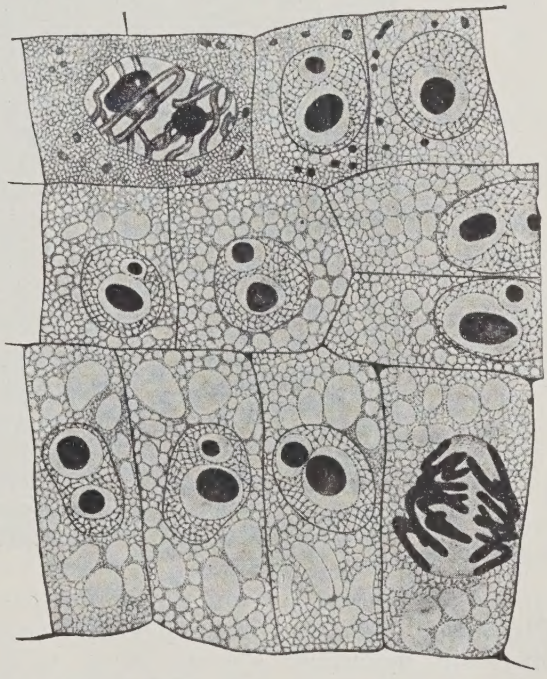


Abb. 23. Pflanzenzellen mit verschieden großen Vakuolen. Nach Hof aus Giersberg.

homogen oder von feinkörniger Struktur, das Entoplasma dagegen zeigt in der Regel eine kompliziertere Struktur und enthält allerhand Tröpfchen, Reservestoffen usw.

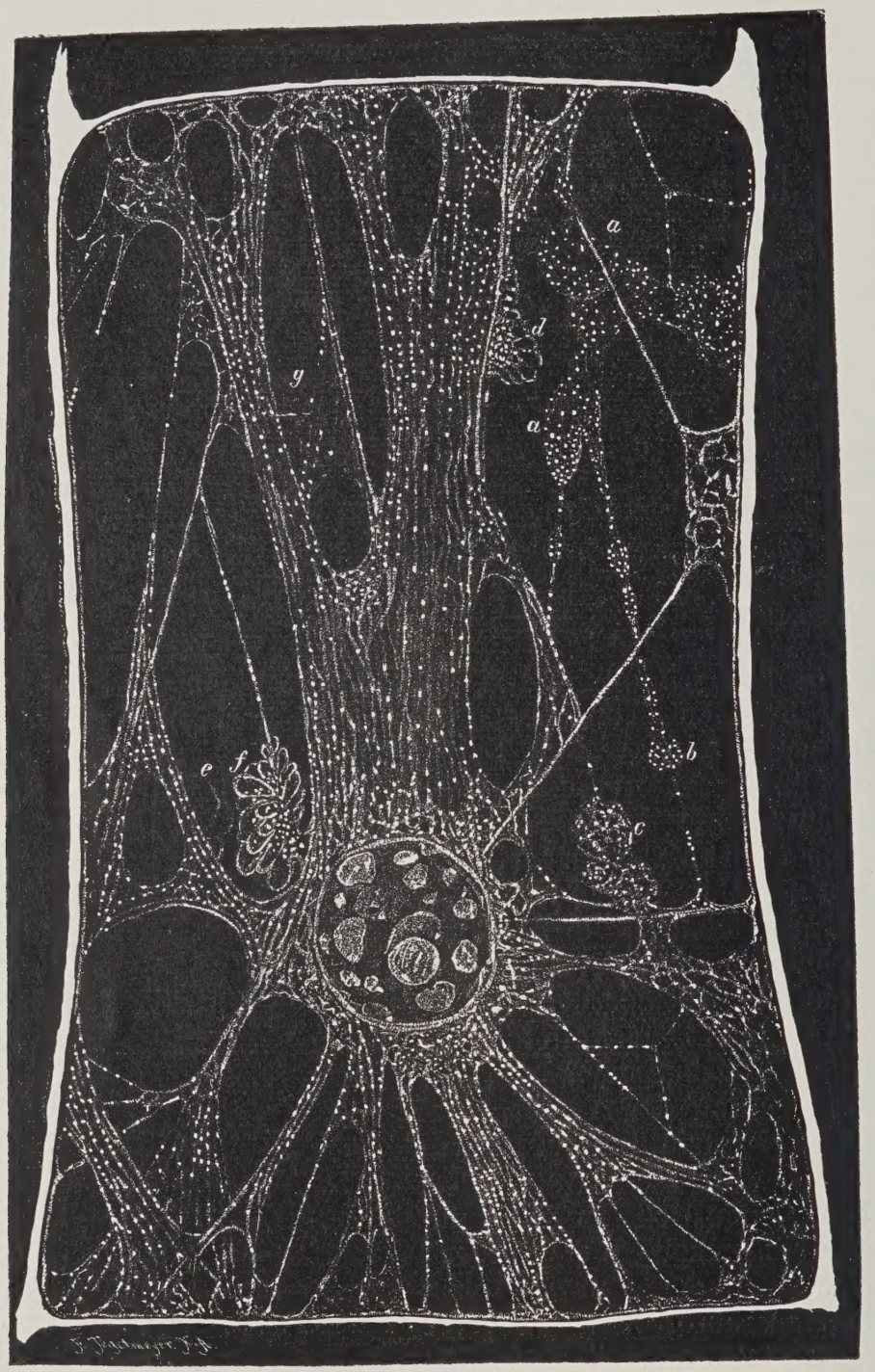


Abb. 24. Haarzelle von *Cucurbita pepo*. Die Membran ist weiß eingetragen. Der Plasmaschlauch, der ihr anliegt, ist außerordentlich dünn. Von dem Kern geht nach oben ein mächtiger Plasmastrang, nach unten ein sehr zarter zur Membran. Nach M. Heidenhain, 1907.

Viele Protozoenzellen, in noch höherem Maße aber die meisten Pflanzenzellen, sind nun im Innern nicht völlig erfüllt von der protoplasmatischen Substanz, sondern können größere und kleinere Vakuolen, Flüssigkeitsansammlungen aufweisen, die entweder gleichmäßig die Zelle durchsetzen, wie z. B. bei vielen Heliozoen und Radiolarien, oder

sehr unregelmäßig angeordnet sind, wie bei den meisten Pflanzenzellen (Abb. 23, 24). Bei den Zellen der höheren Pflanzen sind die Urmeristemzellen dicht mit Protoplasma erfüllt und es sind nur Tröpfchen eingelagert, wie sie der sogenannten Feinstruktur des Protoplasmas entsprechen (s. unten). Mit dem Heranwachsen der Zellen entstehen jedoch immer mehr größere und unregelmäßigere Flüssigkeitsvakuolen (Abb. 23), und schließlich kann ein großer zentraler Saftraum (oder mehrere) das ganze Innere ausgewachsener Zellen einnehmen und das lebende Protoplasma auf einen verhältnismäßig dünnen Wandbelag beschränkt sein (Abb. 24). Zwischen den beiden geschilderten Extremen kommen dann alle möglichen Übergänge vor. Der Saftraum kann durch feine oder gröbere Plasmalamellen in unregelmäßige Kammern eingeteilt sein. Die Rolle, die der Saftraum im Leben der Pflanzenzelle für die Herstellung des sogenannten Turgors spielt, haben wir schon bei den osmotischen Eigenschaften kennen gelernt und dabei auch schon erfahren, daß man auch an der inneren Oberfläche des plasmatischen Wandbelages um den Saftraum herum — und das gilt wohl für jede andere größere Flüssigkeitsvakuole im Cytoplasma — eine besondere Plasmahaut annehmen muß.

b) Feinstruktur des Protoplasmas.

Die cytologische Forschung brachte der feineren Struktur des Protoplasmas in früheren Jahrzehnten ein außerordentliches Interesse entgegen, in der Hoffnung, von hier aus einen tieferen Aufschluß über das Wesen der lebendigen Substanz gewinnen zu können. Eine Reihe von Strukturtheorien wurde von verschiedenen Forschern aufgestellt und vertreten und die Anhänger der verschiedenen Theorien haben sich zum Teil aufs heftigste bekämpft. Heute spielt dieser Streit um die feinere Struktur des Protoplasmas keine Rolle mehr. Haben wir es doch im Protoplasma mit einem Gemisch von Kolloiden zu tun und hat uns doch die neuere Kolloidphysik gezeigt, wie wechselnd und vielgestaltig ein und dieselbe kolloidale Substanz — um wieviel mehr ein Gemisch verschiedenartiger Kolloide — erscheinen kann, wie sie unter dem Einfluß geringfügigster Änderungen (z. B. wenige Ionen) ihre Struktur fundamental zu ändern vermag. Der Streit darum, welche der in den Protoplasten beobachteten Strukturen die dem Protoplasma wesentliche, ihm eigentlich zukommende sei, ist für uns heute belanglos, da in einem kolloidalen System jede Struktur, eine granuläre, wabige und fibrilläre, wie eine optisch homogene ebenso möglich ist. Immerhin kommt von den vier Hauptstrukturtheorien der früheren Jahre, der Netztheorie von Fromann, der Fibrillartheorie von Flemming, der Granulatheorie von Altmann und der Wabentheorie von Bütschli, der letzteren auch heute noch die wissenschaftlich beste Begründung und weitgehendste Geltung zu.

Waben- oder Spumoidbau. Die mikroskopische Betrachtung lebenden wie fixierten Protoplasmas zeigt vielfach das Bild einer feinmaschigen Netzstruktur, wobei die Größe der einzelnen Netzelemente etwa zwischen 1—5 μ schwankt. Viele Forscher (Fromann, Heitzmann) haben daraufhin dem Protoplasma einen netzartigen Bau aus einer festen Substanz zugeschrieben. Indem Bütschli jedoch die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas mitberücksichtigte, hat er überzeugend nachgewiesen, daß das mikroskopische Bild einer solchen Netzstruktur nur der optische Durchschnitt durch eine sogenannte

Waben- oder Schaumstruktur darstellt und daß das Protoplasma, das einen derartigen Bau aufweist, mithin als ein schaumartiges Gemenge zweier nicht mischbaren Flüssigkeiten aufzufassen sei. Eine zähflüssigere Flüssigkeit, Hyaloplasma genannt, bildet die Wabenwände, und eine wasserhaltigere Flüssigkeit, das Enchylema, den Wabeninhalt. Angesichts des flüssigen Aggregatzustandes ist diese Auffassung von Bütschli überzeugend. Denn ein Protoplasma mit fester netziger Struktur wäre eben mit den oben mitgeteilten Erscheinungen, die den flüssigen Aggregatzustand beweisen, unvereinbar.

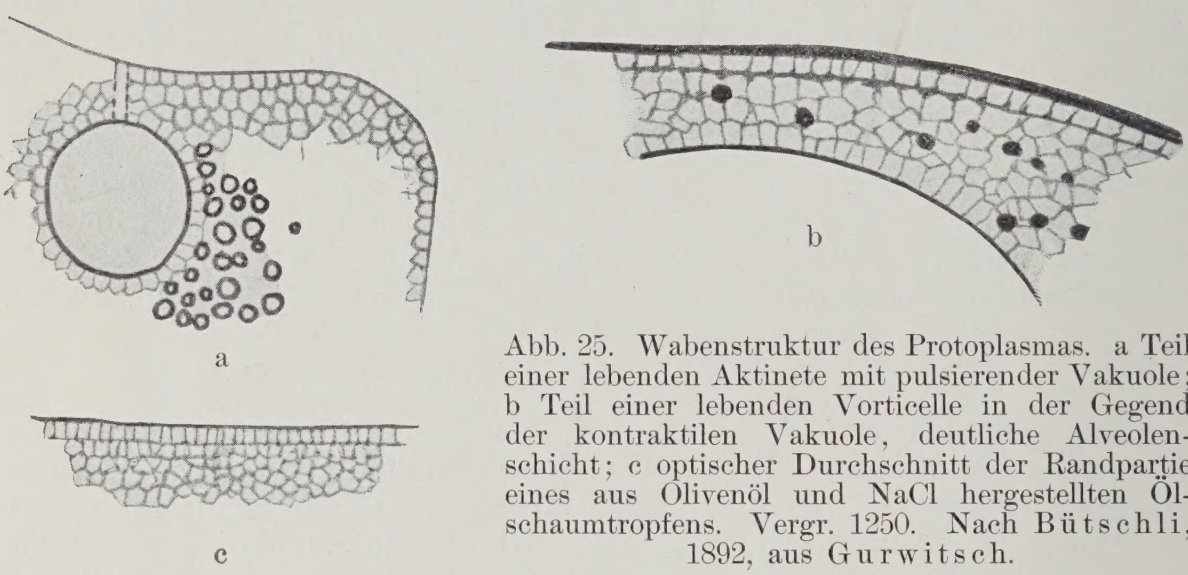


Abb. 25. Wabenstruktur des Protoplasmas. a Teil einer lebenden Aktinete mit pulsierender Vakuole; b Teil einer lebenden Vorticelle in der Gegend der kontraktilen Vakuole, deutliche Alveolenschicht; c optischer Durchschnitt der Randpartie eines aus Olivenöl und NaCl hergestellten Ölschaumtropfens. Vergr. 1250. Nach Bütschli, 1892, aus Gurwitsch.

Dazu kommt, daß die mikroskopischen Bilder auch alle die Folgerungen aufweisen, die man aus einer solchen Wabenstruktur ziehen muß. Entsprechend dem Gesetz der Minimaloberflächen können nämlich bei einem Schaumgemenge zweier Flüssigkeiten stets nur drei Wabenwände in einer Kante zusammenstoßen. In der Tat entsprechen dem die mikroskopischen Bilder vollständig (Abb. 25). Gegen eine äußere oder innere Oberfläche müssen, dem gleichen Gesetz zufolge, die Wabenwände sich senkrecht parallel einstellen. Auch das ist im mikroskopischen Bild vielfach verwirklicht (Abb. 25, 26); an der Zellgrenze oder im Innern um eine größere Vakuole bilden die Waben einen

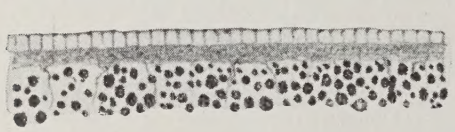


Abb. 26. Oberflächliche Schicht eines *Rhynchelmis*-Eies. Deutliche Alveolarschicht und subalveoläre dotterfreie Plasmazone. Nach Vejdovsky und Mrazek, 1903, aus Gurwitsch.

sogenannten Alveolärsaum (von Bütschli). Auch sonst zeigt die Wabentheorie nicht nur gegenüber der Netzstruktur, sondern auch gegenüber der Granula- und Fadentheorie, ihre große Überlegenheit, indem sie nicht nur die Bildung kleinerer und größerer Vakuolen innerhalb des Protoplasmas, sondern den auch vielfach zu beobachtenden Strukturwechsel durch Kleiner- und Größerwerden des Wabeninhaltes, das Zusammenfließen benachbarter Waben usw. leicht verständlich macht. Es ist daher begreiflich, daß sie lange Zeit die herrschende Strukturtheorie war und mit Recht als die am besten begründete angesprochen werden konnte. Wie vor allen Dingen Rhumbler gezeigt hat, läßt sich unter Zugrundelegung der Wabenstruktur

oder Spumoidstruktur, wie er sie zu nennen vorschlägt, eine ganze Reihe von Besonderheiten des Protoplasmas erklären. Dort, wo wir im lebenden Protoplasma tatsächlich Netzbilder wahrnehmen, dürfen wir dieselben wohl auch meist ohne weiteres als Ausdruck einer Spumoidstruktur deuten. Dagegen liegt kein zwingender Grund vor, einen Spumoidbau auch dort anzunehmen, wo nur rein homogenes strukturloses Protoplasma beobachtet werden kann, wie z. B. bei dem Ektoplasma vieler Amöben, oder wo nur Granula oder Tröpfchen wahrgenommen werden können.

Die frühere Auffassung, dem Protoplasma ganz einheitlich eine elementare Struktur zuzuschreiben, hat jedoch zu einer Überspannung und Verallgemeinerung der Wabentheorie geführt, die im Lichte der neueren Kolloidphysik nicht gerechtfertigt erscheint. So hat man das Vorkommen von optisch homogenem Plasma und Plasmateilen oder von feinkörnigem Plasma durch die Annahme gleicher Lichtbrechung von Wabeninhalt und Wabenbau zu erklären versucht, und hat auch vielfach ohne die nötige Vorsicht und Kritik netzförmige Strukturen, die nur in fixiertem Material zu beobachten waren und die vielfach rein als Fixierungsentmischungen zu beurteilen sind, für echte Wabenstrukturen angesprochen. Die neuere Kolloidforschung hat jedoch gezeigt, daß verschiedene mikroskopische Strukturen, wie homogene, granuläre, netzig angeordnete Granula und echte Waben bei ein und derselben kolloidalen Substanz als Zustandsänderung aus ganz geringfügigen Ursachen auftreten können. Gerade die Bilder in Gallerten, die früher von Quincke, Bütschli und Rhumbler im Sinne der Wabenlehre als Beweise herangezogen worden sind, treffen nach den neuen Untersuchungen für wäßrige Gelatine durchaus nicht zu, sondern finden sich nur in Gelatine—Wasser—Alkohol-, Gelatine—Wasser—Sublimat usw.-Mischungen und treten nur in solchen Mischungen als Entmischungsvorgänge auf. „Die Heranziehung der Ergebnisse der Kolloidforschung zeigt uns, wie belanglos eigentlich die an die Erforschung der Struktur des Protoplasmas geknüpften Theorien sind und von welch geringer Bedeutung die ganze Angelegenheit ist.“ „Das Plasma nimmt als ein seinem Phasenzustand nach labiles Kolloid bald die eine bald die andere Struktur an, ohne daß man irgendeiner von denselben einen ganz besonderen Wert für die Lebenseigenschaften des Plasmas wird beimessen können“ (Gurwitsch).

Diese allein schon theoretisch ableitbare Beurteilung der Wabentheorie des Protoplasmas ist nun neuerdings von Giersberg in sehr hübscher Weise an Amöben (*Amoeba radiosa*) durch experimentelle Untersuchungen bekräftigt worden. Er hat an lebenden Amöben Versuche mit entquellenden und quellungsfördernden Mitteln angestellt. Entquellende Faktoren, wie Natriumacetat und Rohrzucker, bewirken ein Zäherwerden des Protoplasmas und Ausfallen zahlreicher zähflüssiger Eiweißgranula in dem wasserreichen Plasma. Die Amöbe wird dabei immer bewegungsunfähiger und die zähen Eiweißgranula erfüllen schließlich das ganze Protoplasma nach Art einer sehr engen Emulsion bis zu typischem Schaumwerk (Abb. 27 b). Quellende Faktoren dagegen, von denen die beste, typische Wirkung sich bei einer Kombination von destilliertem Wasser und verdünnter HCl-Lösung ergab, bewirken eine stete Zunahme der Verflüssigung und Aufhellung des Plasmas, dessen Konsistenz so gering wurde, daß deutliche Brownsche Molekularbewegungen des Protoplasmas beobachtet werden konnten (Abb. 27 a).

Darüber hinaus wurde das Auftreten einer sehr feinen, schwach lichtbrechenden Granulation und zugleich eine geringe Verdichtung des Plasmas festgestellt. Zugleich nahmen die Eiweißgranula an Zahl und Größe ab und verschwanden schließlich völlig. Besonders hervorgehoben

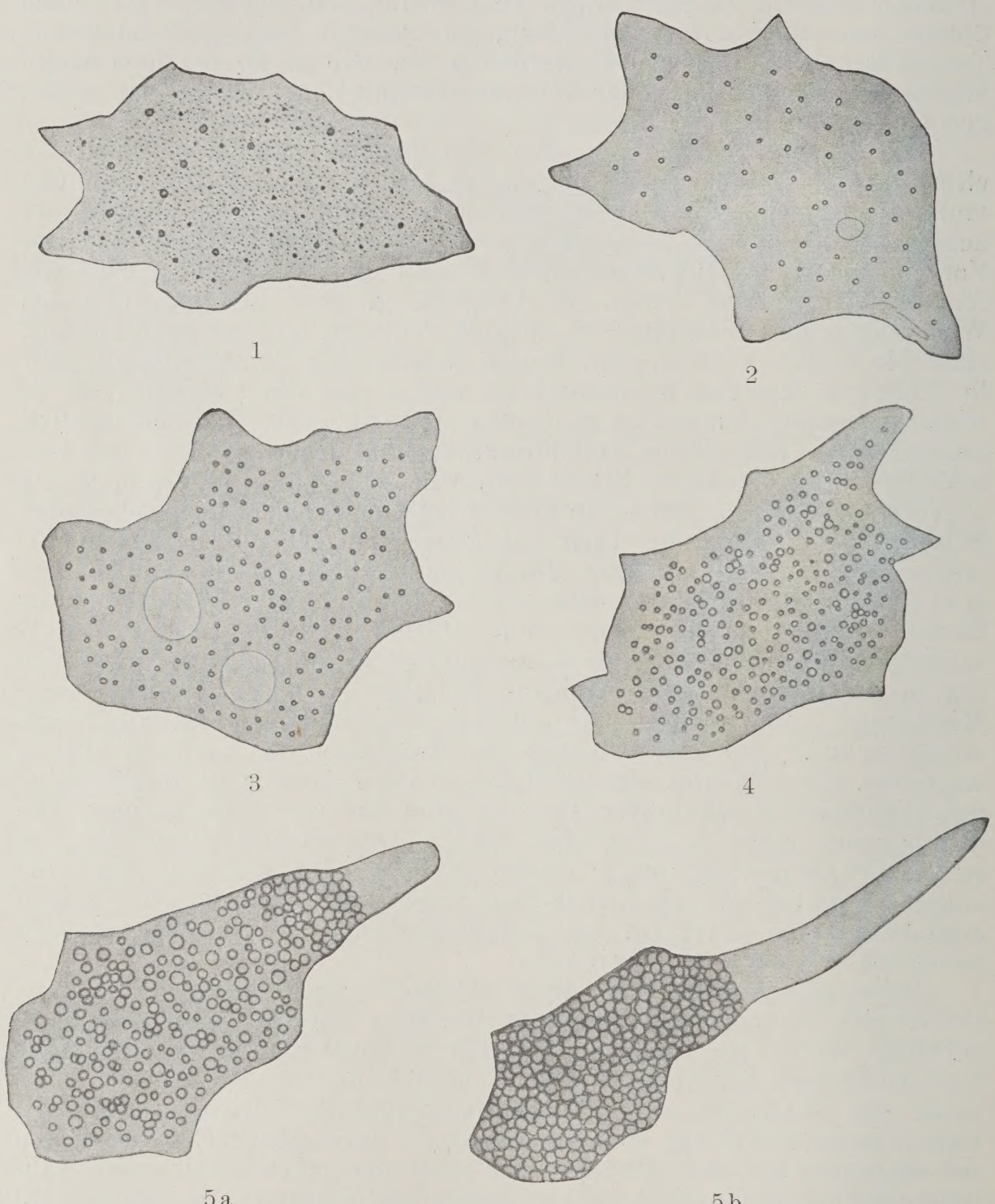


Abb. 27a. *Amoeba radiosa.* Verschiedene Quellungs- und Entquellungszustände derselben Amöben. 1 Auftreten zweierlei Granulationen im Plasma, Wasserreichtum über den normalen Quellungszustand hinaus, Entmischung; 2 Wasserreichtum, maximale Dünnflüssigkeit des Plasmas, wenig Entoplasmagranula; 3 Plasma dünnflüssig, im Vergleich zu 4 Abnahme der Entoplasmagranula; 4 normale Amöbe, ziemlich granulös, doch dünnflüssig; Ausgangstier; 5 normale Amöbe, etwas dunkler und granulöser, a Beginn der Pseudopodienbildung und der Barriereerscheinung, b maximale Ausbreitung des Pseudopods. (Nur eine optische Schnittebene gezeichnet, Nahrungsvakuolen weggelassen.) Vergr. 1000. Nach Giersberg, 1922.

sei, daß diese Veränderungen der Plasmastrukturen unter Einwirkung der erwähnten Mittel vitale, völlig reversible Vorgänge sind. Das Verhältnis der Abhängigkeit der Eiweißgranula zur Flüssigkeit des Plasmas erinnert dabei ganz an die Verhältnisse wechselnder gegenseitiger Adsorption zweier Kolloide oder überhaupt zweier emulsionsartig ineinander verteilter Stoffe. Giersberg glaubt daher, die offenkundige

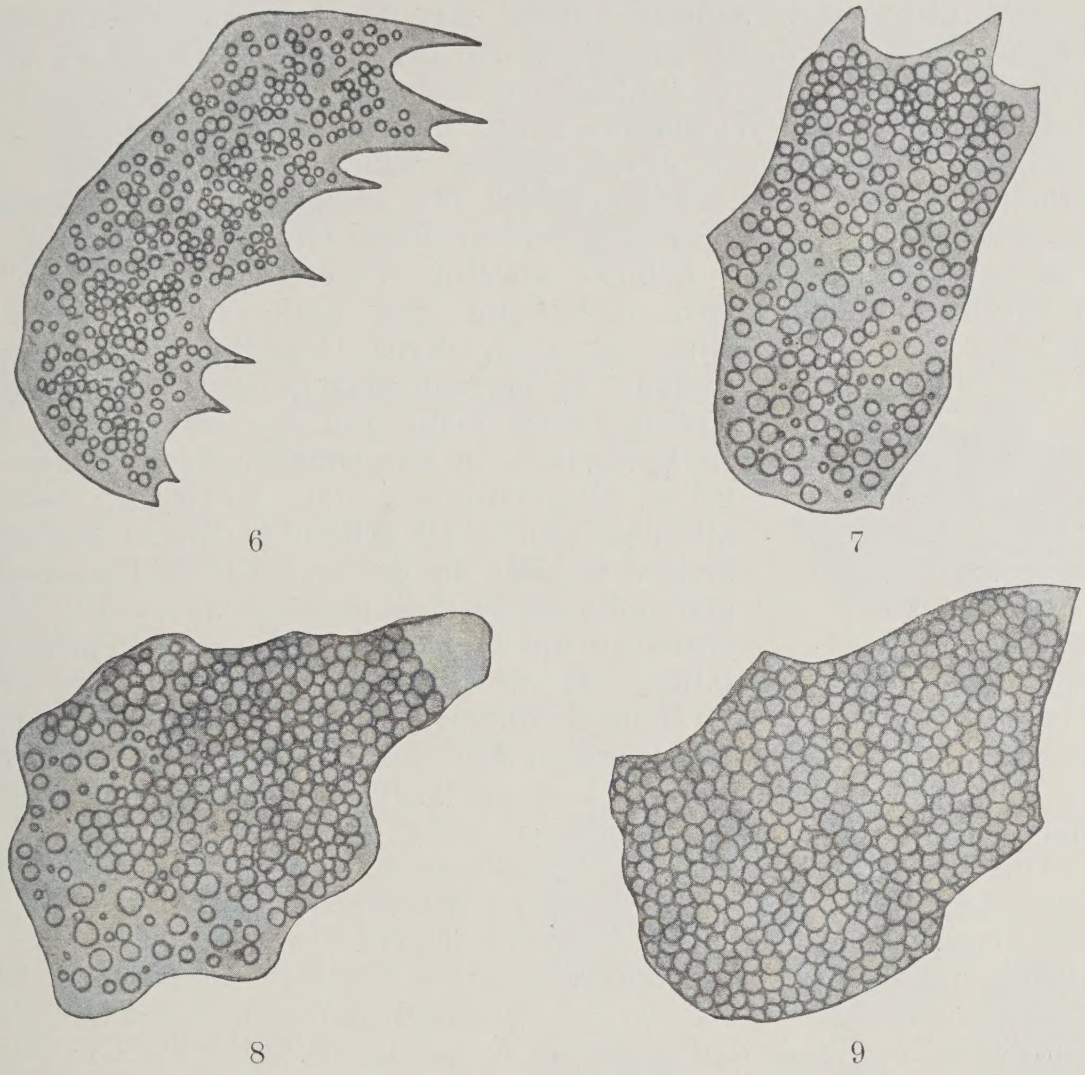


Abb. 27b. *Amoeba radiosa* nach Behandlung mit Zucker oder Natriumacetat. 6 Zunahme der Entoplasmagranula; Dunklerwerden des Plasmas, spitze, starre Pseudopodien; 7 und 8 Verminderung des Wassergehaltes, Zuckerkultur, Zunahme der Eiweißgranula, zähes dunkles Plasma; 9 extreme Erfüllung mit Eiweißgranula, Plasma äußerst wasserarm, sehr zäh und dunkel, Schaumstruktur durch Abplatten der Entoplasmagranula. Tiere sehr wenig bewegungsfähig. Vergr. 1000. Nach Giersberg, 1922.

Abhängigkeit der Ausbildung der Eiweißgranula zum Flüssigkeitsgehalt des Plasmas auf veränderte Löslichkeit der Entoplasmagranula im Hyaloplasma zurückführen zu können. Vakuolen, in Form kleinster Tröpfchen, bilden sich im Plasma, wenn mehr Wasser in den Körper des Tieres tritt, als sich nach dem physiologischen Quellungszustand im Plasma lösen kann. Starke Vakuolenbildung führt oft zur Schaumstruktur, die feinmaschig (1 μ) bis grobmaschig (2—5 μ) sein kann. Außer durch Ansammlung ungelösten Wassers kann im Amöbenkörper Schaumstruktur durch Entmischungserscheinungen und mehr oder weniger partiell durch flüssige Reservesubstanzen bedingt sein. Nach

diesen Untersuchungen ist die Wabenstruktur der Amöben also nur ein gelegentlich vorkommender physiologischer Zustand, kein stetig verwirklichter Grundbau des Amöbenprotoplasmas. Was hier für die Feinstruktur des Amöbenprotoplasmas experimentell bewiesen wurde, dürfte wohl auch für viele andere Plasmaarten zutreffen und das oben ausgesprochene theoretische Postulat über die Plasmastrukturen wesentlich unterstützen.

Granula und Granulatheorie. Mit den letzteren Ausführungen ist auch schon die dritte Plasmatheorie prinzipiell als nicht zu Recht bestehend erwiesen, die Granulatheorie von Altmann. Es sei hier nur mit einigen wenigen Worten noch auf dieselbe eingegangen, da Altmann von ihr aus noch weitergehende Schlüsse gezogen hatte. Das Protoplasma vieler Zellen findet sich oft ganz erfüllt von kleineren oder gröberen, gleich großen oder verschiedenen Granulationen (Abb. 28), es kann vielfach gar keinem Zweifel unterliegen, daß sie bei den Stoffwechselfunktionen der Zelle eine Rolle spielen. Das ist z. B. bei den Drüsenzellen der Fall, deren Granula mit der Sekretbildung im engsten ursächlichen Zusammenhang stehen. Aber nicht nur in Drüsenzellen, auch in Epithelien, in Lymphzellen usw. finden sich solche Granulationen, und Altmann hat nun alle diese zum Teil außerordentlich verschiedenartigen Gebilde als die eigentlichen lebenden Bestandteile des Plasmas angesprochen und in dieser Struktur die Elementarstruktur des Plasmas erblickt. Ja, er ging noch weiter, indem er die Granula als die eigentlichen Elementarorganismen der lebenden Substanz im Gegensatz zu der Zelle oder den Energiden ansprach und die Zelle direkt für eine Kolonie seiner elementaren Granulaorganismen hielt.

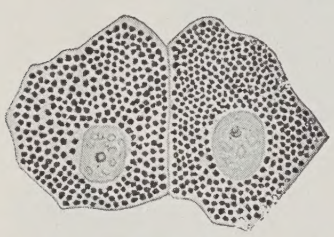


Abb. 28. Leberzellen mit Granula. Nach Altmann aus Verworn.

Das Unberechtigte und Haltlose dieser Auffassung ergibt sich schon daraus, daß man mit großer Sicherheit den Nachweis führen kann, daß diese verschiedenen Granula in den verschiedenen Zellen sehr verschiedenartige Dinge sind, die vielfach nur Reservestoffe und Stoffwechselprodukte darstellen und keineswegs mit dem lebenden Protoplasma identisch sind, daß ferner in den meisten Zellen die Granula im Leben überhaupt nicht vorhanden sind, sondern nur Fällungsprodukte bei der Fixierung der Zelle sind. Unsere kritische Beurteilung der Wabentheorie vom Standpunkt der Kolloidphysik aus hat aber auch zugleich ergeben, daß, selbst wenn hier einheitliche Gebilde vorliegen würden, es sich nicht um eine einheitliche Elementarstruktur handeln könnte, sondern nur um einen physiologischen Zustand des Protoplasmas. Völlig unhaltbar schließlich wird damit die letzte Folgerung von Altmann, nach der die Granula als die eigentlichen elementaren Lebenseinheiten angesprochen werden.

Mitochondrien. In neuerer Zeit haben Benda, Meves, Duesberg, Guilliermond u. a. in vielen Fällen nach Osmiumfixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin oder der sogenannten Bendaschen Färbung sich bestimmt färbende (schwarz oder violett) Granula (Mitochondrien oder Chondriosomen genannt), Körnerfäden, Stäbchen usw. (Chondriomiten) beschrieben und sie als allgemein vorkommende Bestandteile sämtlicher tierischer und pflanzlicher Zellen nachzuweisen versucht (Abb. 29). Als besonders beweisend für diese

Auffassung wird angeführt, daß sie bei der Zellteilung meist in ganz charakteristischer Weise mitgeführt werden, indem sie sich in Form von Fäden, Chondriomiten, um die Kernteilungsfigur ansammeln. Da auch

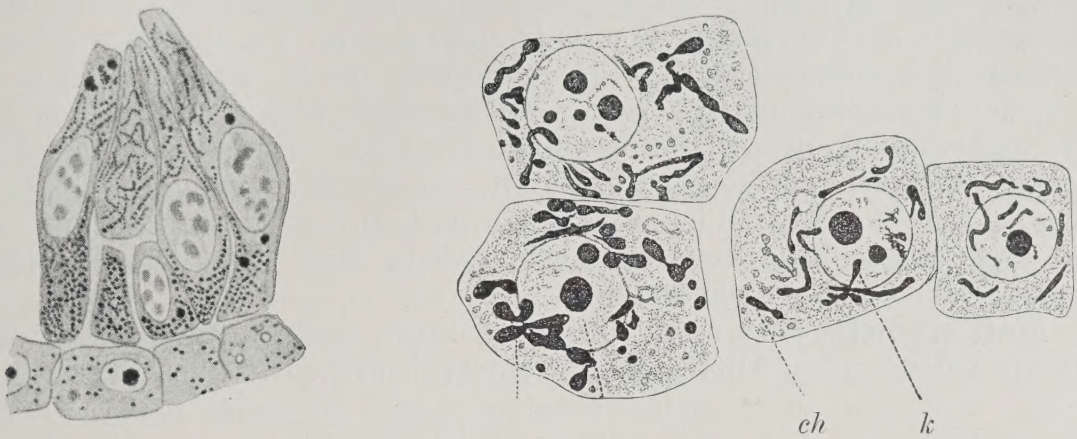


Abb. 29. Mitochondrien tierischer und pflanzlicher Zellen. a Chondriosomen eines jungen Embryos vom Meerschweinchen, oben Ektoderm, unten Entoderm. Nach Rubaschkin. b Chrondriosomen in den Zellen der Sproßspitze eines Keimlings von *Asparagus officinalis*. *k* Kern, *ch* Chondriosomen. Nach Lewitzky.

Teilungen dieser kürzeren Fäden beobachtet werden konnten, so wird auf eine kontinuierliche Erhaltung und Vermehrung durch die Zellgenerationen geschlossen und ihnen eine ähnliche Bedeutung wie den Kernen zugeschrieben (Abb. 30). Ja, Meves hat direkt versucht, sie als Träger der Vererbung hinzustellen. Die Art und Weise der Verteilung dieser Elemente erscheint aber keineswegs derart, daß sie solch weitgehenden Schlüsse rechtfertigen können. Von einer Gleichheit der Zahl kann keine Rede sein, und selbst die postulierten genetischen Zusammenhänge zwischen Granula, Körnerfäden, Chondriochonten sind durchaus nicht bewiesen. Viel wahrscheinlicher ist es daher, daß es sich auch hier nur um Stoffwechselelemente der Zelle handelt. Diese Auffassung ist um so mehr gerechtfertigt, als die von den Anhängern angeführte Behauptung ihres allgemeinen Vorkommens in allen Zellen durchaus nicht zutreffend ist. Vielmehr läßt sich z. B. für manche Protozoen zeigen, daß derartige Gebilde überhaupt nicht oder nur zu gewissen Zeiten vorhanden sind, also vermutlich nur Glieder des Stoffwechsels vorstellen. Als solche kommt ihnen eine gewisse Bedeutung zu, wohl auch in manchen Fällen als Bildematerial für eine Reihe von wichtigen Zellstrukturen. So ist bei der Spermatogenese vieler Tiere ihre Umbildung zu spiralig und längsverlaufenden Fibrillen am Mittelstück und Kopf nachgewiesen worden, Bildungen, die für die Statik dieser Zellelemente

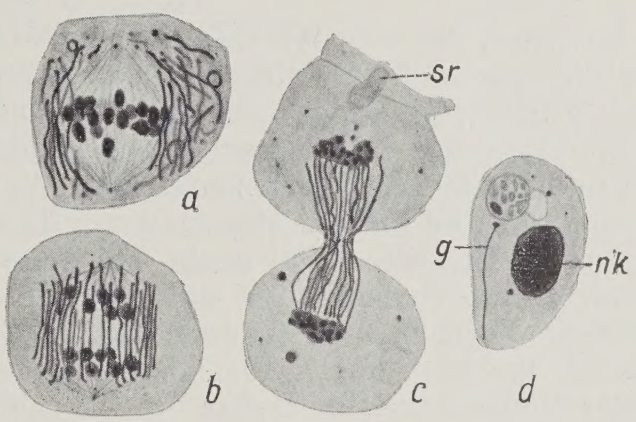


Abb. 30. Chondriosomen in männlichen Keimzellen von *Blaps*. a, b, c Teilungsstadien der Spermatocyten erster Ordnung (*sr* Spindelrest). d Spermatide in Umbildung zum Spermium, Chondriosomen als Nebenkern (*nk*). *g* Achsenfaden der zukünftigen Schwanzgeißel. Nach Duesberg

von Bedeutung sind. Ihre Beteiligung bei der Entstehung von Muskelfibrillen, Neurofibrillen usw. scheint dagegen äußerst unsicher, ja zweifelhaft.

Mit den Mitochondrien wurden auch neuerdings von Meves die sogenannten Mitomfäden von Flemming in Verbindung gebracht. Letztere sind ziemlich derbe, geschlängelte glatte Fäden, die in der Regel den Kern in lockerer Lagerung umgeben (Abb. 31). Flemming hatte seinerzeit in diesem Fadengerüst die Elementarstruktur des Protoplasmas erblicken zu können geglaubt, eine Auffassung, die heute unhaltbar ist. Dagegen dürfte Meves mit ihrer Identifizierung resp. ihrer Genese aus Mitochondrien recht haben. Eine besondere Bedeutung für das Zelleben ist nicht bekannt.

Metastrukturtheorien. Zum Schlusse noch einige Bemerkungen über die sogenannten Ultra- oder Metastrukturtheorien des Plasmas. Als solche bezeichnet man nicht sichtbare Strukturen, die mit der Molekularstruktur der protoplasmatischen Stoffe nicht identisch sind, denen aber eine wesentliche, ja eine entscheidende Rolle für das Leben zugeschrieben wird. Sie werden als die eigentlichen elementaren Bestandteile des Protoplasmas angesprochen, denen alle fundamentalen Eigenschaften, Assimilation, Wachstum und Teilung sowie dazu noch die Fähigkeit, sich zu höheren Einheiten zu vereinigen, zugeschrieben werden. Im übrigen gehen die verschiedenen Ansichten, die sich allerdings als reine Spekulationen erweisen, außerordentlich weit auseinander. Das ist schon aus der Tatsache ersichtlich, „daß sich fast jeder Forscher, der sich mit diesen Fragen eingehender beschäftigt hat, es für nötig gehalten hat, die letzten Lebenseinheiten mit einem neuen Namen zu belegen, so daß die griechische Nomenklatur hier wieder zur schönsten Blüte gelangt ist (Pangene, Plastidule, Bioplasten, Biogene, Biophoren, Protomeren, Automeriozonten usw.)“, wie Lidfors mit Spott bemerkt.

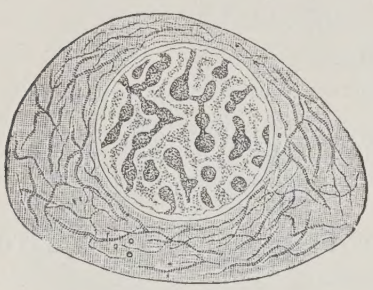


Abb. 31. Lebende Knorpelzelle der Salamanderlarve mit Chondriokonten (Filarsubstanz, Mitom) im Plasma. Nach Flemming aus O. Hertwig.

Für alle diese Auffassungen gilt dieselbe Kritik, die wir oben schon an dem Biogenmolekül geübt haben. Auch hier wird alles zu Erklärende nur einem unsichtbaren, mit den Mitteln der heutigen Forschung überhaupt nicht nachweisbaren Strukturelement aufgebürdet. Manche Forscher meinten zwar, daß einer derartigen, gut durchgearbeiteten Theorie der Elementarstruktur für die Lebenslehre ein ähnlich fruchtbarer Wert zukommen könne, wie etwa der Atomtheorie für die Chemie. Diese Behauptung ist jedoch nicht zutreffend. Aus der Atomtheorie lassen sich deduktiv Konstellationen ableiten, die experimentell prüfbar sind, und hierauf beruht ja der große Fortschritt der Chemie. Aus einer Metastrukturtheorie des Lebens läßt sich dagegen nur ableiten, was an ungelösten Problemen in sie hineingeschachtelt ist. Ihr kommt nicht der geringste heuristische Wert zu, wie die tauben Früchte, die sie bisher getragen, auch zeigen. „Die aufgestellten Theorien bestanden im wesentlichen nur darin, daß sie die zu erklärende Eigenschaft von Organismen und Organen auf hypothetische organische Moleküle und Molekülgruppen übertrugen.“ Dieser Satz von Wundt charakterisiert treffend das Wesen derartiger unfruchtbarer Hypothesen[1]).

1) Um etwas wesentlich anderes handelt es sich natürlich bei den ultramikroskopischen. molekularen Feinstrukturen, wie sie neuerdings für eine Reihe plasmatischer

3. Kern.

Der zweite, fast überall nachweisbare Bestandteil jeder Zelle ist der Kern, der entweder in der Einzahl (monoenergide Zellen) oder in der Mehrzahl (polyenergide Zellen) vorhanden ist. Nur bei den Bakterien und Cyanophyceen oder Blaualgen ist das Vorkommen echter Kerne noch umstritten, bei allen übrigen Organismen ist das Vorhandensein wenigstens eines Kernes in ihren Zellen absolut notwendig und der Kern ist physiologisch von der größten Bedeutung für das ganze Zelleben. Über seine physiologischen Funktionen im einzelnen wissen wir leider zurzeit außerordentlich wenig. Das einzig Sichere ist der jetzt wohl begründete Nachweis, daß gewisse Bestandteile des Kernes, die sogenannten Chromosomen, die Träger der Erbfaktoren in der Zelle darstellen. Im übrigen haben wir über seine physiologische Wirkung nur ganz wenige Anhaltspunkte, und doch ist man mit gewissem Recht heute wohl ziemlich allgemein geneigt, den Kern gewissermaßen als den Mittelpunkt des ganzen Lebensvorganges anzusprechen. In diesem Sinne sprechen auch die Merotomieversuche, die an Amöben und Infusorien durchgeführt wurden. Abgeschnittene kernlose Plasmateile vermögen nämlich längere Zeit zu leben, gehen aber nach einiger Zeit unfehlbar zugrunde (s. Abb. 6 S. 24). Solange sie leben, sind die Bewegungen anormal und der Stoffwechsel herabgesetzt; die Verdauung und Assimilierung ist sogar unmöglich. Dagegen leben abgeschnittene kernhaltige Stücke von gleicher Größe normal weiter. Auf Einzelheiten der physiologischen Leistung der Kerne, sowie vor allem auch auf die Zusammenhänge zwischen Zellplasma und Kern bei den Wachstums- und Fortpflanzungsvorgängen, wird später an betreffenden Stellen noch zurückzukommen sein.

a) Strukturanalyse der Kerne.

Eine Charakterisierung des Kernes vorzunehmen durch physikalische oder chemische Besonderheiten gegenüber dem Cytoplasma ist nicht möglich. Vielfach wird zwar angenommen, daß der Gehalt an Nukleoproteiden für die Kerne charakteristisch sei, und viele Forscher gehen sogar so weit, daß sie annehmen, diese chemischen Verbindungen seien in der stark färbbaren Substanz der Kerne, dem Chromatin, lokalisiert, ja sie identifizieren direkt vielfach das Chromatin mit den Nukleoproteiden. Die bisher bekannten Tatsachen rechtfertigen jedoch keineswegs solch weitgehende Schlüsse. Wohl ist von Miescher, Kossel u. a. nachgewiesen, daß die Kerne der Spermien, sowie die Kerne von Leukocyten, bei welchen verhältnismäßig leicht eine Isolierung der Kerne gelingt, fast ausschließlich aus Nukleoproteiden bestehen. Die Befunde beziehen sich aber doch nur auf ganz wenige Organismen, und ihnen gegenüber steht die merkwürdige Tatsache, daß bei anderen Zellen, wie z. B. dem Coccid *Eimeria gadi*, von dem eine eingehende chemische moderne Analyse vorliegt, überhaupt keine Nukleoproteide nachweisbar sind. Auch bei manchen Leukocyten sind sie völlig vermißt worden. Ebensowenig wie die chemische Analyse vermag uns aber auch

---

Strukturelemente (und zwar vorwiegend für im Gelzustand befindliche Elemente, wie Bindegewebsfasern, Muskelfasern usw.) von Hertzog mittels Röntgenphotographie nachgewiesen wurden. Derartig naturwissenschaftlich nachweisbare Strukturen können natürlich auch für das Verständnis der Funktion der betreffenden Elemente bedeutungsvoll werden.

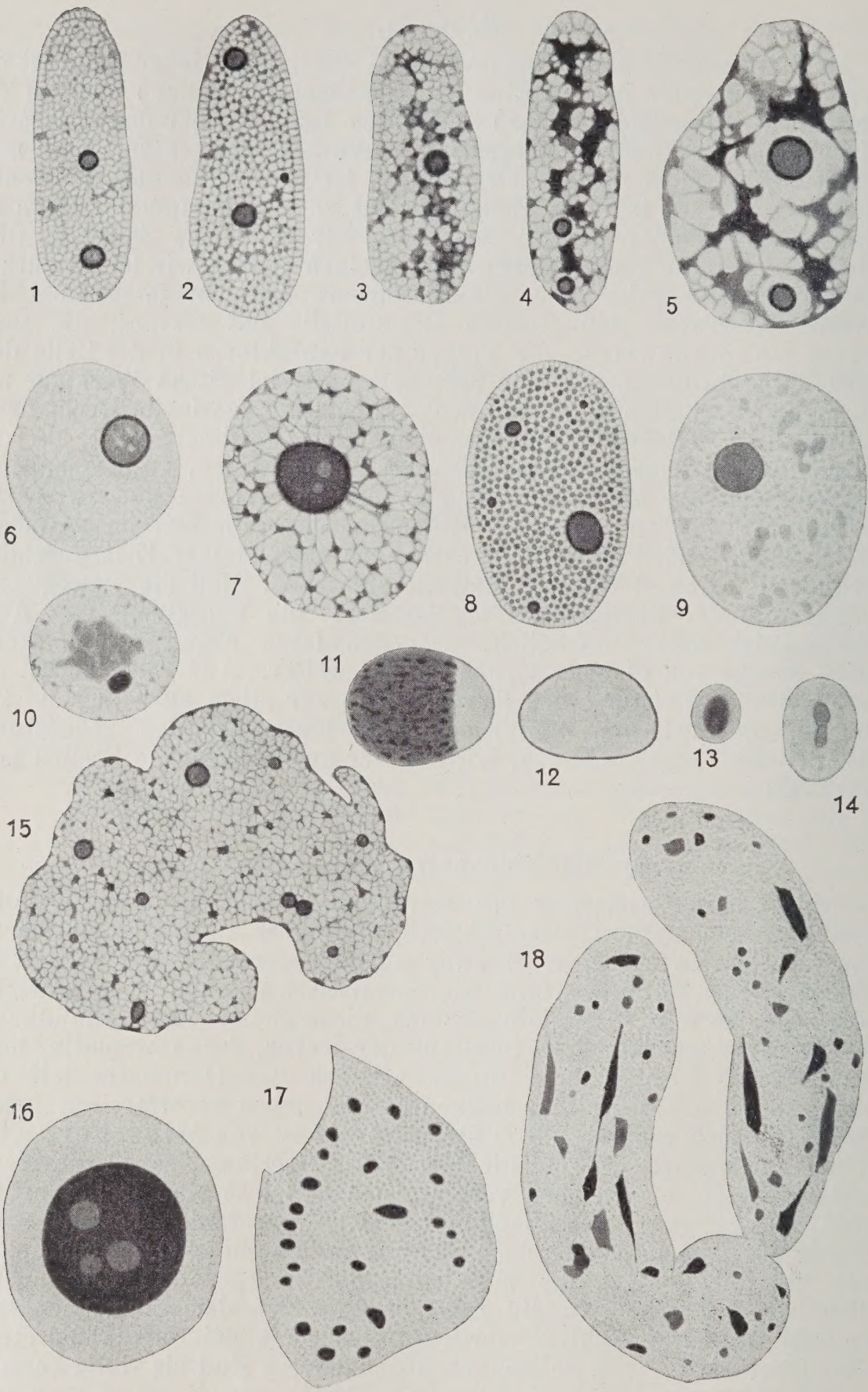


Abb. 32. Verschiedene Kerntypen. 1—4 *Agapanthus floridus*. Junges Filamentgewebe aus Knospe. Flemming, Eisenhämatoxylin. Verschiedene Ausbildung des Kernes von feinwabigem Zustand (1) über Gerüst- und Netzknotenkern (2, 3) bis zum groben Gerüst (4). 5 *Agapanthus floridus*. Tapetenzelle aus Knospe. 6 *Monotropa hypotypis*. Eikern. Flemming, E.-H. 7 *Allium Cepa*. Meristem aus Wurzelspitze. Fl., E.-H. 8 *Allium bulbiferum*. Junges Fruchtknotengewebe aus Knospe. Alveolarkern. 9 *Lepus*

(Fortsetzung der Erklärung folgende Seite unten.)

die Mikrochemie einen tieferen Einblick in die Konstitution der Zellkerne zu geben.

Wenn von manchen Seiten immer wieder auf den Wert und die Bedeutung der mikrochemischen Analyse der Zelle hingewiesen und von hier ein tieferes Verständnis und Eindringen in die Konstitution der Zellkerne erwartet wird, so muß heute diese Hoffnung als aussichtslos betrachtet werden. Denn Brunswick hat neuerdings exakt gezeigt, daß Versuche in dieser Richtung aus theoretisch errechenbaren Gründen zu völligen Mißerfolgen führen müssen, da die Erfassungsgrenze der mikrochemischen Reaktionen durchschnittlich 0,01—10 γ ($\gamma = {}^1/_{1000}$ mg) beträgt. „Für die Zellmikrochemie würden jedoch Reaktionen in einer Erfassungsgrenze von 0,01—0,000001 γ in Frage kommen, um die vorliegenden Probleme zu lösen. Ein Fortschritt auf diesem Punkte ist also nicht zu erwarten."

Da eine chemische und mikrochemische Charakterisierung des Kernes als Ganzes, wie der einzeln vorkommenden Strukturen mithin noch aussteht, so sind wir zurzeit allein auf morphologische Kriterien zur Analyse der Kerne angewiesen. Zwar gibt uns auch die vergleichende morphologische Betrachtung der ruhenden Kerne keinen tieferen Einblick in seine Konstitution, ja oft nicht einmal genügende Anhaltspunkte, um mit Sicherheit ein im Innern einer Zelle abgegrenztes kernartiges Gebilde als echten Zellkern anzusprechen. Nur die Analyse des Verhaltens der einzelnen Kernelemente bei dem Kernteilungsvorgang und womöglich bei den Befruchtungs- und Reduktionsvorgängen vermag uns sichere Kriterien für die begriffliche Erfassung der oft sehr komplizierten Verhältnisse zu bieten. Unterstützt wird die Erkennung bestimmter Kernelemente während der Entwicklung durch das verschiedene Verhalten einzelner Bestandteile gegenüber gewissen Farbstoffen. Man muß sich aber auch hierbei sehr vor Fehlschlüssen hüten und man darf in Fällen gleicher Farbreaktion nie ohne weiteres auf die Identität der sich gleich färbenden Strukturelemente schließen. Man unterscheidet nach ihrer Anordnung und ihrer Färbbarkeit ziemlich allgemein folgende 4 resp. 5 Kernelemente: 1. das Chromatin, 2. das Linin oder Achromatin, 3. das Plastin oder die Nukleolarsubstanz, dazu kommt 4. die Grundsubstanz, die als Kernsaft bezeichnet wird, und 5. eine mehr oder minder deutliche Kernmembran.

Das **Chromatin** oder die chromatische Substanz ist ausgezeichnet durch starke Färbbarkeit mit gewissen basischen Farbstoffen. Seine Anordnung in dem Ruhekern kann außerordentlich verschieden sein. Meist ist es in Form von feinen Körnchen resp. Tröpfchen, die vielfach zu Fadenreihen angeordnet sind, im Kern zerstreut. Oft scheint es in den Knotenpunkten einer zweiten Substanz, des Kerngerüstes oder Lingerüstet, in Form sogenannter Netzknoten (Abb. 32, 4, 5) zu liegen, manchmal auch in Form einer einzigen oder mehrerer kugeliger Ansammlungen (Abb. 32, 13). Im letzteren Fall nimmt man vielfach an, daß

cuniculi. Spinalganglienzelle. Osmiumsäure. 10 *Ascaris megalocephala*. Junge Oocyte. Fl., E.-H.11—13 Micronuclei von Infusorien. Fl., E.-H. 11 *Paramaecium caudatum*, 12 *Isotricha prostoma*, 13 *Paramaecium aurelia*. 14 *Lepus cuniculus*. Gliazelle, Osmiumsäure. 15 *Triton taeniatus*. Epidermiszelle von Larven. Fl., E.-H. 16 *Amoeba terricola*. Binnenkörperkern. Osmiumsäure, E.-H. 17 *Diplodinium ecaudatum*, Makronucleus. Massiger Granulakern. S. A., E.-H. 18 *Chara foedita*, ältere Nodialzelle. Fl., E.-H. Alle Figuren bis auf 18 (1000fach) 1950fach. Original von Dr. Bélař.

es in dem Achromatin resp. der Nukleolarsubstanz eingebettet sei. Das Chromatin wird, wie schon erwähnt, vielfach mit den Nukleoproteiden in der Zelle identifiziert. Als Beweis werden vor allen Dingen die Kerne der Spermien herangezogen, die fast ausschließlich aus zusammengeballten Chromatingranula bestehen, und die ja das vorwiegendste Beispiel des Nachweises von Nukleoproteiden darstellen. Gegen eine solche Identifizierung lassen sich jedoch die schwersten Bedenken erheben, da in vielen Fällen der Gehalt an Chromatingranula ein viel geringerer ist als der an Nukleoproteiden, in anderen Fällen aber reichlich Chromatingranula vorhanden sind und keine Nukleoproteide chemisch im Kern nachgewiesen werden konnten (*Eimeria gadi*). Auch alle Versuche, durch mikrochemische Methoden eine Lokalisation der Nukleoproteide im Kerne nachzuweisen, haben zu keinen Resultaten geführt.

Das **Linin-** oder **Kerngerüst,** auch Achromatin genannt, entspricht etwa den Wabenwänden des Protoplasmas. Manche Kerne, wie die sogenannten Alveolarkerne gewisser Protisten und vieler anderer Zellen, zeigen ein gleichmäßiges feines Wabenwerk aus Linin, in dessen Knotenpunkten die „chromatischen" Granula eingelagert sind (Abb. 32, 8).

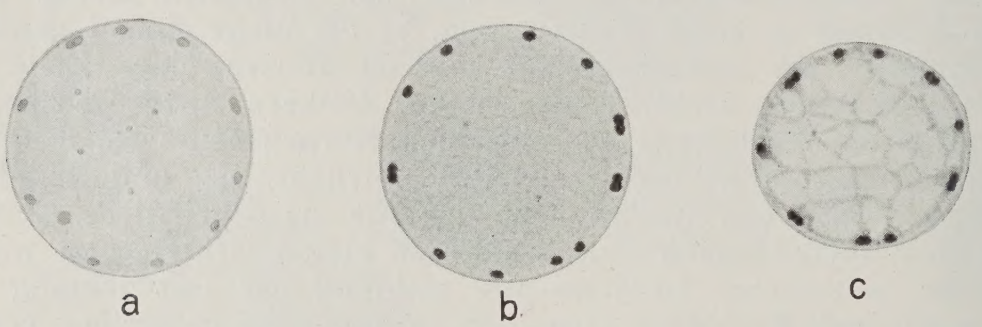


Abb. 33. *Vanessa antiopa.* Spermatocytenkern kurz vor der ersten Reifungsteilung. a lebend, b mit Osmiumdampf, c mit Chromosmiumessigsäure fixiert (und gefärbt). Während b mit dem lebenden Bild (a) weitgehend übereinstimmt, erweist sich das Linin gerüst in c als durch die Fixierung erzeugt. Vergr. 1950. Original von Dr. Bělař

Von hier aus gibt es alle Übergänge bis zu unregelmäßigen größeren Waben und schließlich offenen Gerüsten (Abb. 32, 1—5). Nicht nur bei vielen Protistenkernen, sondern auch bei Kernen vieler Metazoen und Metaphytenzellen fehlt überhaupt jeglicher Anhaltspunkt für das Vorhandensein eines Kerngerüstes (Abb. 32, 12, 13 u. Abb. 33). Da auch in den Kernen vieler höherer Organismen das Gerüst meist nur im fixierten Kern nachgewiesen ist (Abb. 33 c), so bleibt selbst hier seine vitale Existenz vielfach hypothetisch. Wie dem aber auch sein mag, es geht jedenfalls aus der Verschiedenartigkeit der Anordnung, wie aus dem bestimmten Fehlen bei manchen Organismen mit Sicherheit hervor, daß es keinen wesentlichen Bestandteil des Kernes darstellt, sondern wie die Strukturen des Protoplasmas als eine Zustandsphase des kolloidalen Kerninhaltes aufzufassen ist.

Als **Plastin** wird vielfach eine Substanz bezeichnet, die vorwiegend sauren Farbstoffen gegenüber eine starke Affinität aufweist und die in Form von einem oder mehreren kugeligen Tropfen, den sogenannten **Nukleolen,** in dem Zellkerne sich findet. Die Identifizierung der Nukleolarsubstanz mit einem besonderen chemischen Körper, der ebenfalls als Plastin bezeichnet wird, ist ganz problematisch und noch weniger gerechtfertigt wie die Identifizierung von Nukleoproteiden mit Chromatin, da hier der vermeintliche chemische Körper „Pla-

stin" auch in chemischer Hinsicht noch nicht klargestellt ist. Wir benutzen daher hier den Ausdruck Plastin nur gleichbedeutend mit Nukleolarsubstanz in rein morphologischem Sinne.

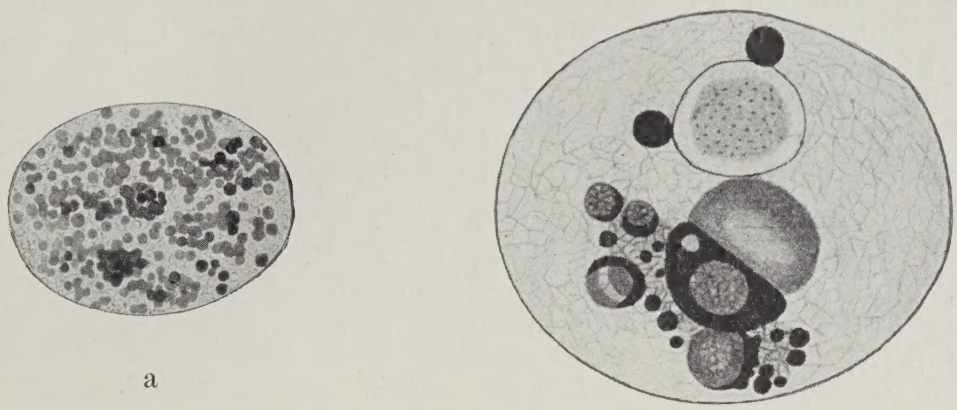


Abb. 34. a Eikern von *Scolopendria* spec. mit vielen Nukleolen, b Eikern mit verschieden färbbaren, teilweise in Lösung befindlichen Nukleolen von *Patella* spec. (Schnecke). Nach Joergensen.

Die Nukleolen sind meistens völlig homogen (s. Abb. 32 u. 35), können aber auch oft eine dichtere Rinde sowie tropfige Einlagerungen aufweisen (Abb. 32, 5, 16; Abb. 34 b); besonders vor ihrer Auflösung treten derartige Bilder deutlich hervor. Daß sie einen vorwiegend flüssigen Aggregatzustand besitzen, ergibt sich daraus, daß sie vielfach, falls in Mehrzahl vorhanden, miteinander verschmelzen können (Abb. 35). Sehr häufig sind sie noch mit basisch färbbaren (sogenannten chromatischen) Substanzen imprägniert, und man spricht dann von Amphinukleolen oder Chromatinnukleolen. In der Einzahl vorhandene große Amphinukleolen, die bei Protozoen häufig vorkommen, werden dort meist als Karyosome oder Binnenkörper bezeichnet (Abb. 32, 16). Öfters finden sich in den Zellkernen zwei Sorten von Nukleolen, stark chromatisch färbbare und schwächer färbbare Körper (Abb. 34 b).

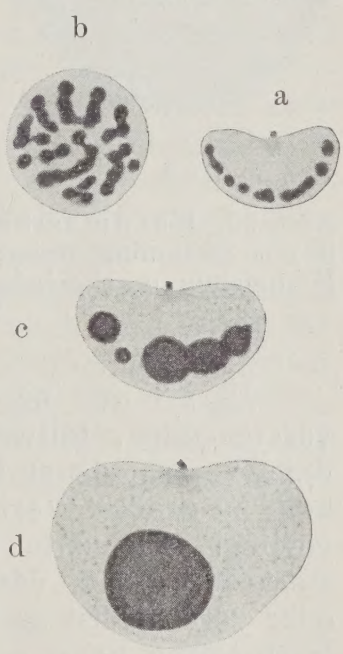
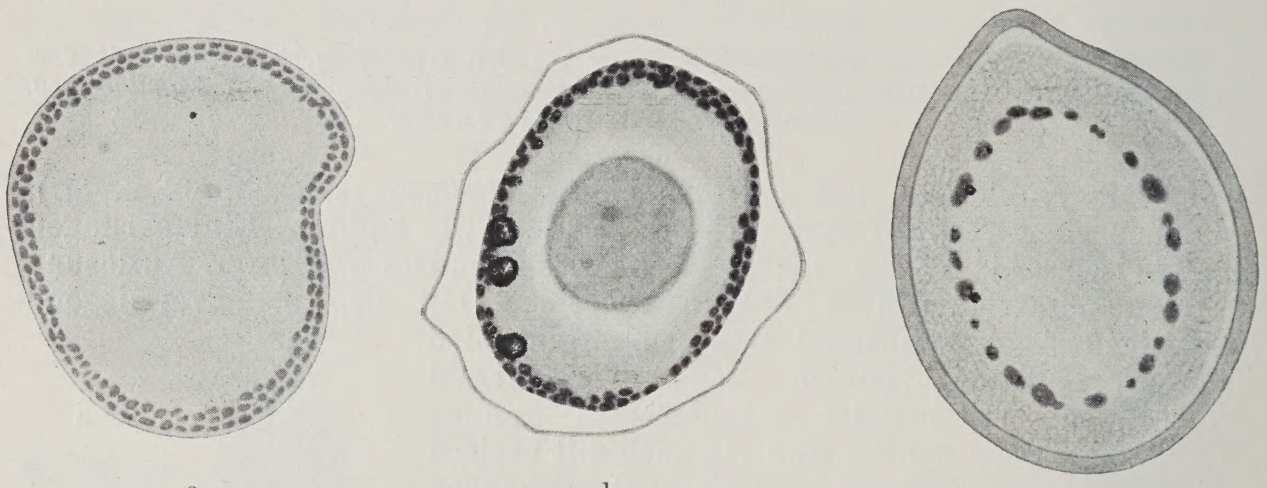


Abb. 35. Kerne verschieden großer Individuen von *Dimorpha mutans*. Viele kleine Nukleolen (a, b) fließen zu den größeren (c) und schließlich zu einem einzigen Binnenkörper (d) zusammen. Vergr. 1950. Original von Dr. Bělař.

Die als **Kernsaft** bezeichnete Grundmasse des Kernes erscheint in den meisten Fällen völlig homogen, zeigt jedoch auch, wie bei den großen Salamanderlarvenkernen, manchmal im Leben eine deutliche feine, ziemlich gleichmäßige Körnelung. Diese Körnchen sind eventuell identisch mit den cyanophilen Granula von Altmann und werden jetzt meistens mit Heidenhain als Oxychromiolen bezeichnet. Ihnen eine Bedeutung im Sinne der Altmannschen Granula- oder der Heidenhainschen Protomerentheorie zuzuschreiben, ist völlig ungerechtfertigt. Dieselben Bedenken, die uns früher schon diese Theorie ablehnen ließen, gelten auch hier, um so mehr, als die besprochenen Elemente in den meisten Kernen im Leben sicher nicht präformiert sind.

Auch eine besondere **Kernmembran** ist vielfach im Leben nicht sichtbar, wenn sie auch im fixierten und gefärbten Präparat recht oft mehr oder minder deutlich und scharf hervortritt. Trotzdem muß aus denselben Gründen, aus denen wir oben für die Zelle als Ganzes eine besondere Zellhaut oder Haptogenmembran postuliert haben, wohl auch immer für den Kern eine besondere Oberflächenhaut angenommen werden, auch wenn sie optisch nicht isolierbar ist. Die ständige Abgrenzung des Kernbläschens gegenüber dem Cytoplasma, die Ausbildung amöboider Fortsätze bei völlig flüssigen Kernbläschen weisen schon darauf hin. In den meisten Fällen läßt sich zudem auch optisch im Leben eine Kernmembran nachweisen, ja sie kann, so z. B. bei manchen Protozoenkernen, eine ganz erhebliche Dicke aufweisen und befindet sich im letzteren Falle ganz offenbar in einem gelartigen festen Zustand (Abbildung 36 c).



a b c

Abb. 36. Kernmembranen. a und b *Amoeba cristallina*. a mit Osmiumsäuredampf, b mit Flemming fixiert. Bei letzterem der ganze Kerninhalt geschrumpft und die Kernmembran abgehoben. c sehr starke Kernmembran von *Entamoeba blattae*. Vergr. 1950. Original von Dr. Bělař.

Es sei nun nochmals mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß der vorstehenden, teilweise auf Farbunterschiede gegründeten Unterscheidung verschiedener Kernsubstanzen, speziell von Chromatin und Plastin, kein zu großer Wert beigelegt werden darf, und daß keine Berechtigung vorliegt, Elemente in einer Zelle, die sich bei gewissen Färbungen entweder gleich oder verschieden färben, daraufhin nun für homolog oder verschieden zu halten. Denn das verschiedene Verhalten gegenüber Farbstoffen kann angesichts der Tatsache, daß wir über die Ursachen der Färbbarkeit zurzeit nichts Genaueres wissen, zum großen Teil auf rein physikalischen Verschiedenheiten, wie Dichtigkeitsunterschieden, beruhen. Daß die Farbreaktionen nicht rein chemisch zu deuten sind, wie manche Forscher immer wieder versuchen, kann nach den Färbungsversuchen von Freundlich mit chemisch indifferenten Körpern, wie gereinigter Tierkohle, keinem Zweifel mehr unterliegen. Und wenn A. Fischer gezeigt hat, daß Granula aus ein und derselben Substanz, wie Albumose, aus einem Farbgemisch teils rein saure, teils rein basische Farbstoffe aufnehmen, wobei nur die Korngröße entscheidend ist, so spricht das entschieden mehr für eine Adsorption als für eine chemische Reaktion. Es ist daher nicht statthaft, die basophile Sub-

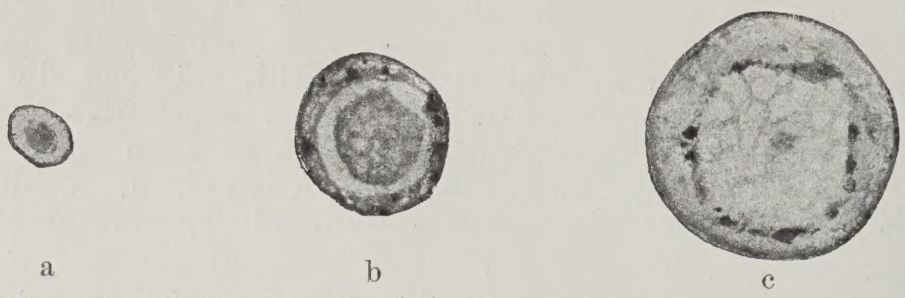
stanz schlechtweg als Chromatin zu bezeichnen, wenn nicht zugleich gewichtige morphologische Gründe dafür vorliegen. Denn Chromatin bezeichnet heute nicht eine basophile Substanz, sondern es ist, wie wir noch genauer sehen werden, die Substanz, aus der die Chromosomen bei der Kernteilung hervorgehen. Am klarsten ergibt sich die Unsicherheit der Färbmethoden daraus, daß in vielen Fällen die Herausdifferenzierung der Chromosomen aus zuvor völlig ungefärbtem „achromatischem" Kernmaterial sich vollzieht, während die „chromatisch" gefärbten Kernbestandteile dabei ganz unbeteiligt bleiben. Ein tieferer Einblick in die Konstitution der Kerne kann eben, wie schon erwähnt, nur durch die morphologische Analyse, d. h. die Verfolgung der einzelnen Kernbestandteile während der verschiedenen Entwicklungsprozesse, und zwar vor allem während der Kernteilung und der Befruchtungsprozesse im weitesten Sinne gewonnen werden. Und nur zur Erreichung dieses Zieles sind die Färbemethoden wertvolle Hilfsmittel für den Zellforscher.

Auf Grund sorgfältiger Analyse der Kernteilungsvorgänge sowie sonstiger morphogenetischer Prozesse läßt sich ein einheitliches Bild der Kernverhältnisse entwerfen, besonders seit es gelungen ist, die Kernverhältnisse der Protisten, die eine außerordentliche, früher geradezu kaleidoskopisch erscheinende Mannigfaltigkeit des Baues und der Teilung aufweisen, dieser allgemeinen Gesetzmäßigkeit einzuordnen. Es lassen sich nämlich für jeden Kern resp. jede Zelle zwei Komponenten nachweisen und genetisch von Zellteilung zu Zellteilung verfolgen: eine generative Komponente, die Chromosomen, und eine Teilungskomponente, das Centrosom und homologe Organellen. Beide Komponenten können sowohl in der Ruhe wie auch in der Teilung sehr mannigfaltig angeordnet sein. Das Wesentliche ist der Nachweis ihrer Kontinuität bei allem Wechsel der Erscheinungen. Auf diese Verhältnisse wollen wir jedoch an dieser Stelle nicht näher eingehen, da sie einen wesentlichen Teil des Formwechsels der Zelle ausmachen, die in dem Kapitel über die Fortpflanzung eine eingehende Darstellung erfahren werden. Hier wollen wir nur noch eine kurze Beschreibung der häufigsten Erscheinungsbilder der ruhenden Kerne geben. Dabei sei nochmals hervorgehoben, daß einer Einteilung in verschiedene Typen kein besonderer Erkenntniswert zukommt, sondern daß es sich dabei nur darum handeln kann, rein phänomenologisch über die Haupterscheinungsformen zu orientieren.

b) Haupttypen der ruhenden Kerne.

Der einfachste Kerntypus ist der der sog. bläschenförmigen Kerne mit zentralem Binnenkörper oder Karyosom, der vorwiegend auf die Protisten beschränkt ist. Hierbei ist entweder sämtliche färbbare Substanz, also auch alles Chromatin, in dem Binnenkörper vereinigt, der nur von einer völlig strukturlosen Kernsaftzone umgeben ist (Abb. 32, 13) oder aber, was häufiger ist, um den Binnenkörper herum hat sich ein besonderer Außenkern mit Kerngerüst und chromatische Einlagerungen ausgebildet (Abb. 32, 16). Durch Größenabnahme des Binnenkörpers und stärkere Ausbildung des Außenkerns kann dieser Kerntypus der Protisten dann in den Gerüst- oder Netzknotenkern übergehen, wie er für die meisten Tier- und Pflanzenzellen charakte-

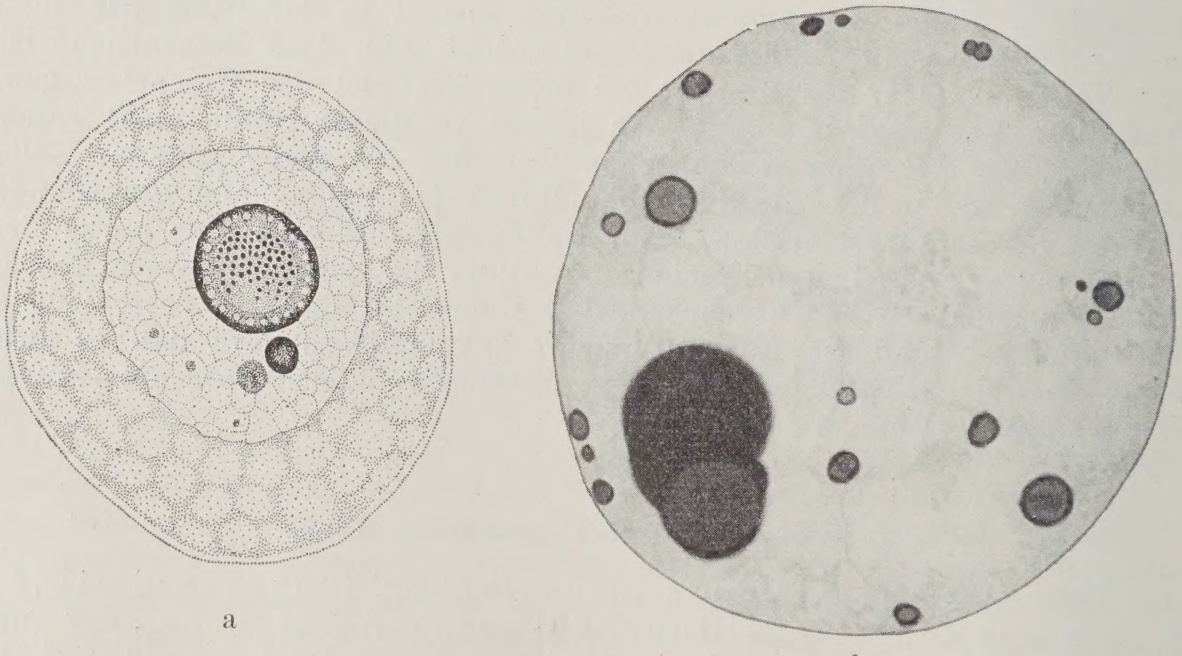
ristisch ist (Abb. 32, 1—7). Die verschiedenen Kernbilder vom einfachen Binnenkörperkern bis zum ausgesprochenen Gerüst- oder Netzknotenkern mit einem oder mehreren kleinen Nukleolen, die wir bei den verschiedensten Organismen nebeneinander antreffen, können aber auch



a b c

Abb. 37. *Entamoeba blattae.* Veränderung der Kernstruktur heranwachsender junger Amöben nach der multiplen Fortpflanzung. a Binnenkörper ohne Außenkern. b desgleichen stärker herangewachsen mit Außenkern. c noch stärker gewachsen mit überwiegendem Gerüst. Vergr. ca. 1950. Nach Hartmann.

ontogenetisch bei ein und derselben Zelle nacheinander auftreten. Besonders schöne Beispiele der Umwandlung eines einfachen Karyosomkernes in kompliziertere Typen bieten die Entamöbenkerne bei dem Heranwachsen der jungen Amöben aus dem kleinen Teilungsstadium (Abb. 37), sowie die Kerne der Gregarinen bei deren Entwicklung aus den Sporozoiten. In anderen Fällen können aber auch aus Gerüstkernen sekundär Binnenkörperkerne sich entwickeln. Das zeigt deutlich,



a b

Abb. 38. a *Aggregata Eberthi* (Coccid) mit keimbläschenartigem Kern. Vergr. 1000. b Eikern von *Limnaea stagnalis.* Vergr. 1300. a nach Léger und Dubosq. b Original von Dr. Bělař.

daß diesen verschiedenen Kerntypen der Ruhekerne keine prinzipielle Bedeutung zukommt, sondern daß es sich nur um verschiedene Zustandsphasen der Kernsubstanzen handelt, die in der Regel bei den einzelnen Zelltypen dauernd fixiert sind.

Durch starkes Wachstum geht dieser Binnenkörperkern in den Zustand des sogenannten Bläschenkernes über, wie er sich bei den tierischen Eiern als Keimbläschen und bei vielen Protozoen, z. B. Gregarinen und manchen Coccidien findet. Wie das Protoplasma der Pflanzenzellen durch starke Flüssigkeitsaufnahme bei dem Wachstum schließlich mit unregelmäßigen Vakuolen und Safträumen durchsetzt wird, so auch vielfach diese großen Kerne der stark herangewachsenen Eizellen und Protozoen (Abb. 38).

Auch der sogenannte alveolare Kerntypus, der nicht nur auf Protisten beschränkt ist, ist durch stärkeres Heranwachsen eines Gerüstkernes mit gleichmäßiger Ausbildung eines Lininmaschenwerkes und regelmäßiger Verteilung der Chromatinkörner auf die Knotenpunkte

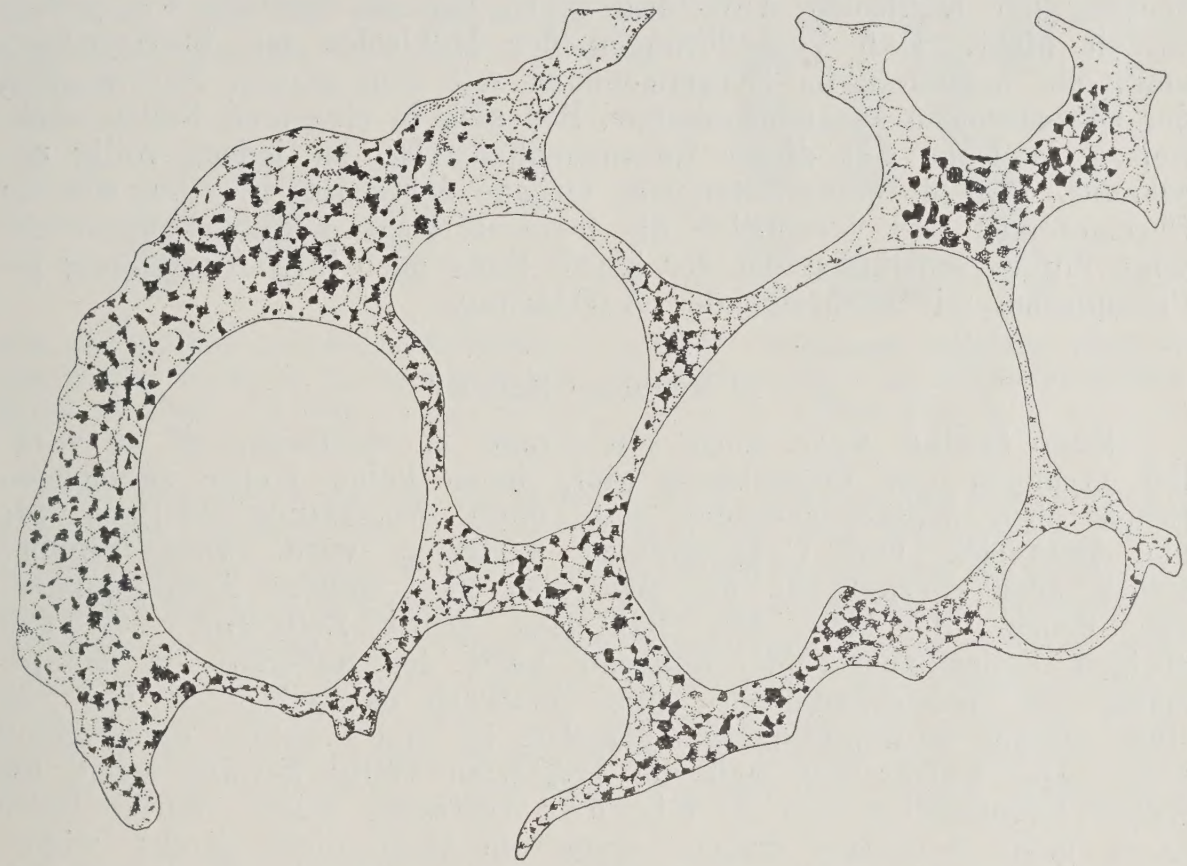


Abb. 39. Stück eines großen verästelten Kernes einer Nährzelle des Ovariums von *Bombus*. Nach Buchner, 1915.

des Maschenwerkes ableitbar. Da in diesen Kerntypen auch der zentrale Binnenkörper in der Regel abgebaut wird, so können sie ein vollkommen gleichmäßiges alveolares Aussehen darbieten. Gewöhnlich ist der Binnenkörper in mehreren Nukleolen zerfallen (Abb. 32, 8). Von diesen Kerntypen wenig unterschieden ist der Typus der massigen oder dichten Kerne, der sich hauptsächlich bei den Makronuclei der Infusorien und den Kernen großer Drüsenzellen findet, aber auch sonst bei Tier- und Pflanzenzellen nicht selten ist. Hier tritt nur das Alveolarwerk gegenüber den chromatischen Granula zurück, die dicht gelagert das ganze Kerninnere erfüllen. Auch hier können entweder Nukleolen völlig fehlen oder sie sind oft in großer Anzahl vorhanden (Abb. 32, 17, 18; Abb. 39).

Diese kurze Übersicht der verschiedenen Kerntypen und die Änderung bestimmter Ruhekerne in verschiedenen Entwicklungsstadien,

sowie die verschiedenartige Verteilung der färbbaren Substanzen in Kerngerüst und Binnenkörper zeigt deutlich, daß sich aus diesen Verhältnissen keine Gesetzmäßigkeiten ableiten lassen, sondern daß wir es hier in erster Linie mit Zustandsphasen zu tun haben, die durch den Stoffwechsel und das Wachstum der Zelle bedingt sind.

Besonders läßt sich über die morphologisch hervorstechendsten Elemente der Kerne, die Binnenkörper oder die Nukleolen, durchaus nichts Allgemeines aussagen. Ihre Bedeutung für den Kern ist unbekannt. Man hat zwar vielfach in ihnen Bildungsherde für Stoffe der Chromosomenbildung erblickt; andere Hypothesen sprechen ihnen die Rolle von Exkret- oder Abfallstoffen resp. von Sekretstoffen (Häcker) zu; exakte kritische Handhaben, die uns über die Bedeutung der Nukleolen Aufschluß geben können, besitzen wir jedoch zurzeit nicht. Daß Veränderungen der Nukleolen mit Stoffwechselumsätzen, besonders im Zusammenhang mit dem ganzen Formwechsel der Chromosomen zusammenhängen, ließ sich in einzelnen Fällen nachweisen. Welcher Art dieser Zusammenhang ist, ist jedoch völlig unbekannt. Daß sie keine autonomen Organe der Zellkerne sind, wie die Chromosomen und vermutlich die lokomotorische Teilungskomponente, zeigt ihr Verschwinden bei der Kernteilung oder ihre Ausstoßung ins Protoplasma mit nachfolgender Aufklärung.

c) Kernlose Zellen?

Zum Schluß wäre noch die Frage zu erörtern, ob es wirklich Gruppen von Organismen gibt, denen keine Kerne zukommen. Schon oben wurde erwähnt, daß diese Auffassung vielfach für die Bakterien und Cyanophyceen vertreten wird. Demgegenüber stehen aber speziell für die Bakterien zwei andere Anschauungen, von denen die eine den Bakterien echte Zellkerne wie den übrigen Zellen zuschreibt, während nach der anderen die Hauptmasse des Bakterienkörpers einen Zellkern darstellt, der nur von einer dünnen Protoplasmahülle umgeben ist und eventuell ganz fehlen kann. Die Auffassung, daß die Bakterien völlig kernlos seien, die früher hauptsächlich von A. Fischer vertreten wurde, dürfte heute kaum mehr Anhänger haben, wenn sie auch nicht direkt widerlegt werden kann. Denn für eine Reihe von Bakterien darf heute als sicher angenommen werden, daß in ihnen kleine färbbare, mit einem hellen Hof umgebene Kügelchen vorkommen, die sich von Reservestoffen wesentlich unterscheiden, bei der Sporenbildung den Mittelpunkt der Sporenanlage einnehmen und sich unter Umständen in ähnlicher Weise wie auch sonst kleine, schwer analysierbare Zellkerne teilen. So hat vor allem Vejdovsky bei einem *Bacterium gammari*, das im Innern eines Flohkrebses vorkommt, echte Kerne mit typischen Teilungsstadien beobachtet. Man hat zwar die Bedeutung dieses Befundes herabzusetzen versucht, indem man dem betreffenden Organismus die Bakteriennatur absprach und ihn für eine Hefezelle hielt. Aber auch bei echten typischen Bakterien, wie *Bacillus asterosporus, Bacillus tumescens* und *Bac. amylobacter* hat A. Meier kernähnliche Gebilde nachgewiesen, besonders bei beginnender Sporenbildung (Abb. 40, 41). Der genaue Verfolg dieser Kerne bei den Teilungen steht allerdings noch aus, und somit ist ein endgültiges Urteil über die Kernnatur dieser Gebilde noch nicht möglich, da den färberischen und mikro-

chemischen Unterschieden verschiedener Inhaltsbestandteile des Cytoplasmas, wie Fett, Glykogen, Volutin usw., unserer obigen Auffassung nach nur ein gewisser Wert als Indizienbeweise zukommen kann. Wenn man aber berücksichtigt, wie schwer es auch heute noch trotz der Mittel der modernen mikroskopischen Technik ist, bei niederen Pilzen und Hefen in allen Fällen Kerne in der Zelle nachzuweisen und sie von allen anderen Inhaltsbeständen des Protoplasmas scharf zu unterscheiden, und daß doch niemand mehr an dem Vorhandensein echter Kerne bei diesen Formen zweifelt, so darf man wohl für die Bakterien mit dem Vorhandensein von echten Kernen rechnen.

Abb. 40. *Bacillus amylobacter*, in kochendem Wasser fixiert, in den Sporenanlagen Kerne deutlich sichtbar. Vergr. 2500. Nach A. Maier.

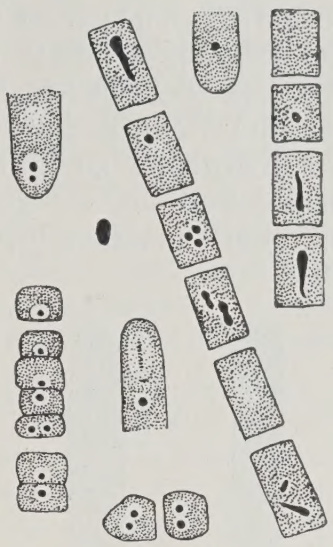


Abb. 41. Säurefeste Substanz (Zellkern oder Chromatin?) in Milzbrandstäbchen. Nach Preiß.

Im Gegensatz zu den Befunden von A. Meier und Vejdovsky haben nun die meisten neueren Untersucher, wie Swellengrebel, Guilliermond, Dobell im Anschluß an Bütschli und Schaudinn, besonders bei großen Bakterien, bei denen man günstigere Verhältnisse anzunehmen geneigt war, keine kleinen typischen Kerne, sondern sogenannte aufgelöste Kerne oder Chromidialsysteme als Kernäquivalente nachzuweisen versucht. Hier soll gewissermaßen das gesamte Chromatin in Form von kleinen Körnchen in der ganzen Zelle unregelmäßig zerstreut sein (Abb. 42). Ein sicheres Urteil über diese Auffassung

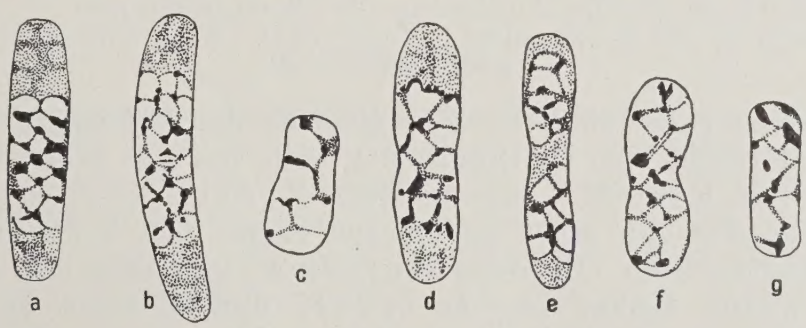


Abb. 42. Bakterien mit sogenannten Chromidialkernen oder offenen Kernen. a—e *Bacillus radicosus*, c—e Teilung. f, g *Bacillus mycoides*. Vergr. ca. 2400. Nach Guilliermond, 1908.

läßt sich aber auch nicht gewinnen, da dem dieselben Schwierigkeiten, nämlich die Unmöglichkeit eines exakten mikrochemischen und färberischen Nachweises der chromatischen Substanzen, gegenüberstehen.

Es wäre auch sehr gut möglich, daß in diesen Fällen echte kleine Binnenkörperkerne vorhanden sind, die aber durch die außerdem im

Bakterienplasma reichlich vorhandenen, ebenfalls stark färbbaren Reservestoffkörnchen maskiert oder überdeckt sind, Verhältnisse, wie wir sie von gewissen Protozoenzellen (Sporen von Sarkosporidien, vielkernige Thecamöben, wie Arcella) ebenfalls kennen, bei welch letzteren jedoch die Kerne unter Umständen noch nachweisbar sind.

Am meisten für solche zerstreuten Kerne sprechen noch die Befunde von Schaudinn an dem *Bacillus Bütschlii*, einem großen Stäbchen aus dem Darminhalt der Küchenschabe. Hier sind in dem zentralen Plasma des Bakteriums stark färbbare Körnchen gleichmäßig zerstreut. Bei Beginn der Sporenbildung differenzieren sich diese chromatischen Körnchen zu einem mehr oder weniger geschlängelten Bande im Innern der Zelle, an dessen beiden Enden sie dann zu kernartigen Gebilden sich ansammeln, die direkt eine Art Sporenkern bilden (Abb. 43).

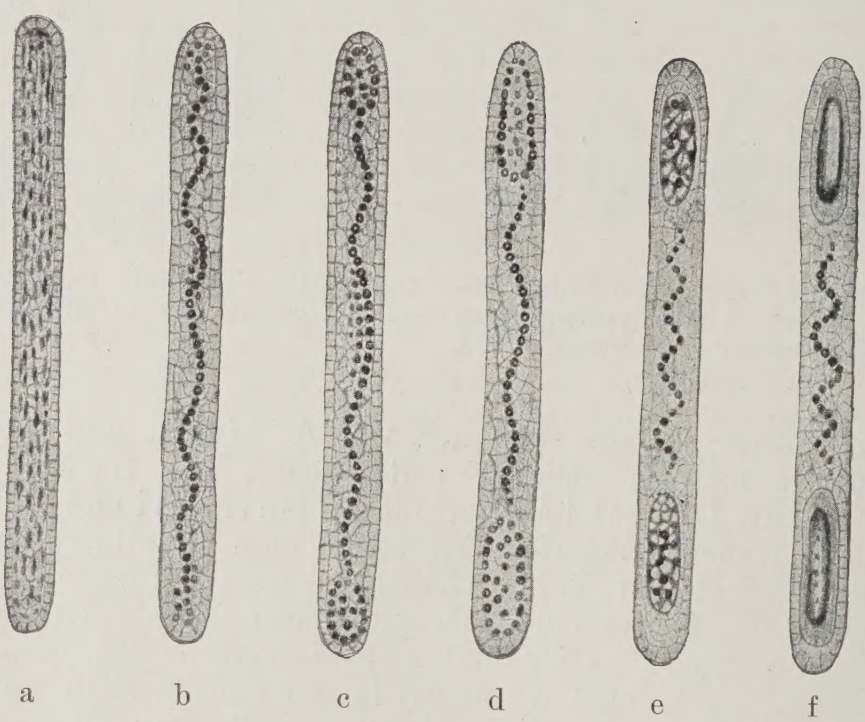


Abb. 43. Sporenbildung bei *Bacillus Bütschlii*. a mit gleichmäßig verteilten Chromatin(?)körnern. b—d spiralige Anordnung der Chromatinkörner. d—f Bildung des Kernes (?) der Sporenanlage. Vergr. 1000. Nach Schaudinn.

Noch schwieriger sind die Verhältnisse der Blaualgenzellen zu beurteilen. Hier findet sich im Innern der Zelle ein mit verschiedenartigen, stark färbbaren Körnern ausgestatteter Zentralkörper oder Zentralplasma, der von einer peripheren Zone, dem vom Assimilationspigment durchtränkten Chromatoplasma, umgeben ist. Dieses Zentralplasma wurde früher von Bütschli und anderen als Kern gedeutet, zumal da bei der Teilung die Körner ein chromosomenartiges Aussehen aufweisen können (Abb. 44). Nachdem aber A. Fischer und andere gezeigt haben, daß die sich färbenden inneren Bestandteile des sogenannten Zentralkörpers Reservestoffe sind (Fischer spricht in etwas spöttischer Weise von Kohlehydratmitosen), war die Kernnatur dieses Zentralplasmas sehr zweifelhaft geworden. Immerhin kommt Baumgärtl, der neuerdings der Cyanophyceenzelle eine gründliche mikrochemische und morphologische Untersuchung unter verschiedenen physiologischen Bedingungen gewidmet hat, zu der Auffassung, daß das

Centroplasma mit seinen Plastenapparaten (Stoffwechselkörnern) einen offenen Zellkern darstelle, welcher mit den eigentlichen Kernfunktionen noch die Rolle von „Kohlehydratplasten" vereinige, während das umgebende eigentliche Cytoplasma mit seinem Gehalt an Assimilationspigment den Chromatophoren der grünen Pflanzenzellen entspräche (Abb. 45). So viel Einleuchtendes und Bestechendes diese Auffassung enthält, so können wir doch auch in ihr eine endgültige Entscheidung der Kernfrage der Blaualgen nicht erblicken, und auch hier müssen wir die endgültige Klärung künftigen Untersuchungen überlassen.

Zusammenfassend läßt sich die Frage nach den Kernen der Bakterien und Blaualgen dahin beantworten, daß man heute wohl allgemein geneigt ist, auch diesen Organismen Kerne oder Kernäquivalente (zerstreute, offene Kerne) zuzuschreiben, daß aber eine endgültige Klarstellung speziell über die zerstreuten und offenen Kerne noch aussteht. Immerhin erscheint uns dieser Standpunkt, nachdem die große Bedeutung der Kerne für das Zelleben vor allem als Träger der Erbfaktoren feststeht, heute eher gerechtfertigt und einleuchtender als der frühere, der in diesen Organismen primitive, kernlose Zellen erblickte.

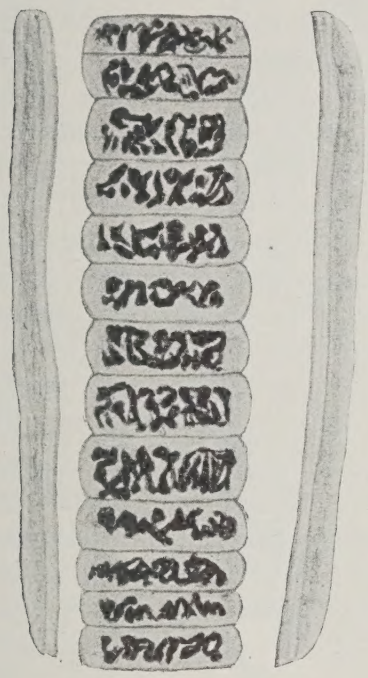


Abb. 44. Zentralkörper (Chromidialapparat) von *Scytonema scincinatum* (Blaualge). Rechts mehrere Teilungen. Nach Guilliermond.

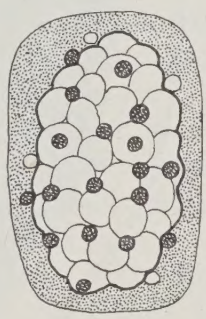


Abb. 45. Schema der Cyanophyceenzelle. Nach Baumgärtel.

d) Chromidien.

Die Auffassung der Bakterien- resp. Blaualgenkerne als zerstreute Kerne stützt sich auf neuere Angaben aus der Protozoencytologie, wonach die chromatische Substanz in gewissen Entwicklungszuständen aus dem Kern ins Protoplasma übertreten und dort in Form von Körnchen, Netzen, Brocken, Stäben das Protoplasma erfüllen kann. Die mit Chromatinfarbstoffen sich färbenden Gebilde im Cytoplasma wurden von R. Hertwig als Chromidien oder Chromidialnetze bezeichnet, und man unterschied wiederum sogenannte trophische Chromidien und generative Chromidien (R. Goldschmidt). Erstere sollten im Stoffwechsel Verwendung finden, aus letzteren bei bestimmten Fortpflanzungsvorgängen wieder neue Kerne entstehen. Es ist nun ganz fraglos, daß die unter dem Begriffe Chromidien in der Protozoen- und Metazoenzelle zusammengefaßten Gebilde Dinge von sehr verschiedenartiger Natur sind und daß die meisten mit chromatischer Substanz nichts zu tun haben,

vielleicht abgesehen von gewissen pathologischen Erscheinungen und einigen wenigen Fällen, z. B. in Drüsenzellen, bei denen aus dem Kern austretenden Elemente mit dem Stoffwechsel, in diesem Falle der Sekretbildung, in Zusammenhang stehen. Das Vorkommen generativer Chromidien (im Sinne R. Hertwigs u. Goldschmidts) ist dagegen neuerdings äußerst zweifelhaft geworden. Bei allen trophischen und den generativen Chromidien der Thecamöben handelt es sich vermutlich um Reservestoffsubstanzen in der Zelle, die bei den vielkernigen Arcellen beispielsweise so dicht im Zellplasma eingelagert sein können, daß sie

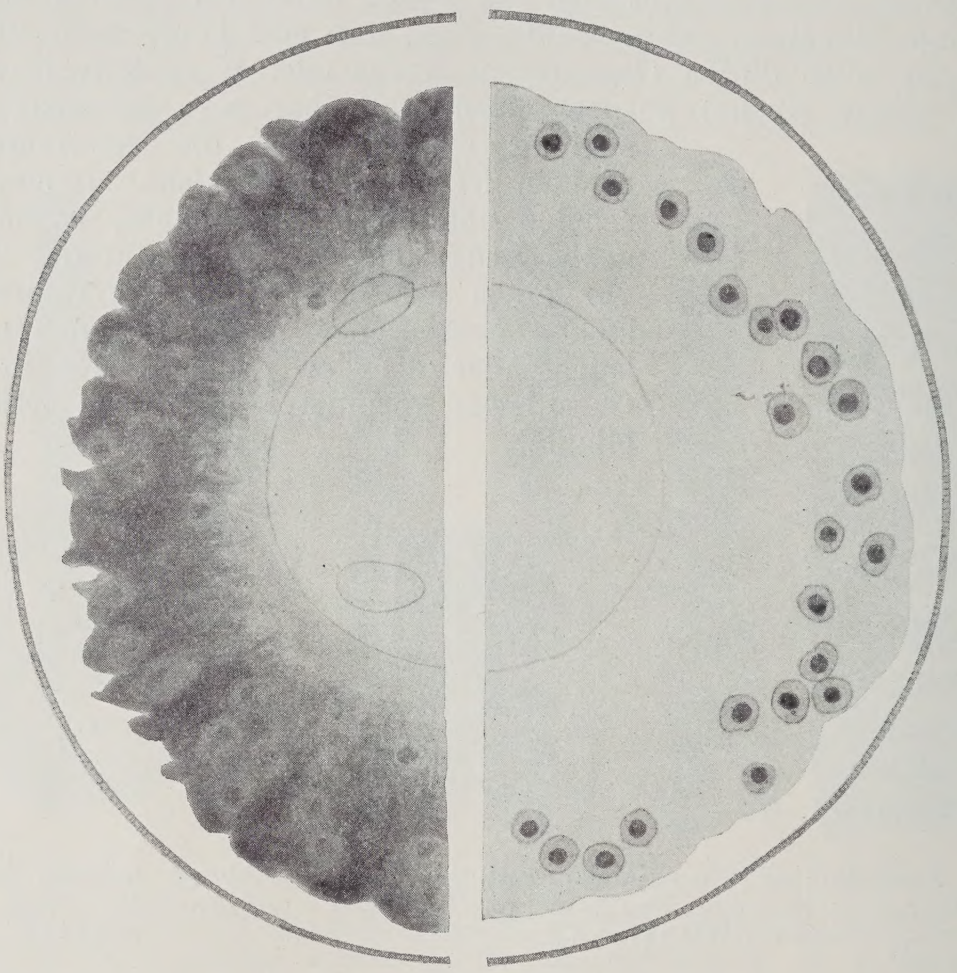


Abb. 46. Vielkernige *Arcella*. Links: Chromidialtier mit Pepsin angedaut, die Kerne kaum sichtbar. Rechts: Dasselbe mit Pepsin und Trypsin behandelt, Kerne deutlich. Vergr. ca. 300. Original von Dr. Jollos.

die darin befindlichen Kerne unter Umständen völlig maskieren. Man kann jedoch nach Jollos die betreffenden Substanzen, die das dichte Chromidialnetz bilden, durch Verdauungsversuche mit Trypsin und Pepsin zur Auflösung bringen und dann treten darunter die typischen *Arcella*-Kerne hervor (Abb. 46). Von generativen Chromidien, aus denen wieder Kerne entstehen sollen, kann demnach keine Rede sein. Es sind vielmehr dieselben typischen, sich mitotisch teilenden Kerne vor und nach dem Überhandnehmen des Chromidialnetzes vorhanden. Sie werden nur durch Verdichtung des Chromidialnetzes zeitweise unsichtbar, treten aber später wieder zutage, wenn dieses wieder schwindet. In anderen Fällen, wie bei zweikernigen Arcellen, bei denen ebenfalls eine Entstehung von Sekundärkernen aus den Chromidien beschrieben

wurde, liegt dagegen offenbar eine Verwechslung mit parasitischen Protisten vor. Bei Foraminiferen und Radiolarien dagegen, bei denen eine Auswanderung von chromatischen Substanzen aus großen Kernen und eine Neuentstehung vieler kleiner Kerne aus diesen „Chromidien" nachgewiesen ist, handelt es sich jedoch um einen ganz anderen Vorgang, nämlich um die Aufteilung eines großen sogenannten polyenergiden Kernes. Wir werden darauf noch zurückzukommen haben.

4. Chromatophoren.

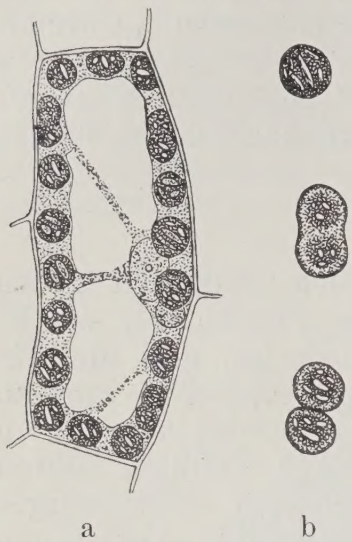
Die Kohlensäure assimilierenden Pflanzenzellen enthalten neben dem Kern besonders differenzierte Organellen im Plasma, an welche der die Assimilation bewirkende Farbstoff gebunden ist, und die wie die Kerne in der Regel als autonome Zellorgane angesprochen werden. Sie werden nämlich, wie hauptsächlich Schimper gezeigt hat, nie in der Zelle neu gebildet, sondern vermehren sich durch Teilung, führen also wie die Kerne bis zu einem gewissen Grade ein selbständiges Leben innerhalb der Zelle. Von gewisser Seite wurde diese Auffassung sogar dahin erweitert, daß sie geradezu als symbiontische Lebewesen im Innern des Protoplasmas angesprochen wurden, eine Auffassung, die in den Tatsachen jedoch keine Stütze findet und die nur einer übertriebenen Betonung des an sich unbestreitbaren autonomen Charakters dieser Zellorganelle entsprungen ist.

Die Chromatophoren sind Differenzierungen des Protoplasmas, die ihren Namen den in ihnen eingelagerten Pigmenten verdanken. Wenn auch an ihnen in der Regel keine besondere Membran, die sie gegen das übrige Protoplasma abgrenzt, nachgewiesen werden kann, so führen sie doch, wie erwähnt, ein gewisses autonomes Leben. Sie bestehen meist aus einem dichten, entweder vollkommen homogenen oder mit feinen Körnelungen ausgestatteten Protoplasma, in welches das Pigment äußerst fein und gleichmäßig verteilt ist. Nur bei ganz wenigen Formen, so bei den Algen *Hydrodictyon* und eventuell bei dem Phytoflagellat *Chlorogonium*, sind diese Chromatophoren nicht scharf gegen das übrige Protoplasma abgegrenzt und die Imprägnierung mit den Farbpigmenten geht diffus in das übrige Protoplasma über. Auch bei den Cyanophyceen oder Blaualgen haben wir Ähnliches schon oben kennen gelernt.

Man unterscheidet bei den chromatophorenartigen Elementen, je nach ihrer Farbe verschiedene Modifikationen. Chloroplasten sind die grünen, Chlorophyll führenden Chromatophoren, die für Algen und höhere Pflanzen weitaus verbreitetste Form derselben. Die gelben oder braunen Farbstoffträger der Braunalgen, Kieselalgen usw. werden als Phäoplasten, die roten der Rotalgen als Rhodoplasten bezeichnet. Es handelt sich hierbei nur um Modifikationen des assimilierenden Farbstoffes, wie wir später noch sehen werden. Physiologisch verschieden dagegen von den Chloroplasten sind die Chromoplasten, welche rote und rotgelbe Farbstoffe enthalten und hauptsächlich in Blüten und Früchten auftreten. Die Leukoplasten schließlich sind völlig farblose Plastiden, die aber genetisch Beziehungen zu Chromoplasten und Chloroplasten haben, indem sie unter gewissen Entwicklungsbedingungen in erstere oder letztere sich umwandeln können.

Die Chloroplasten, die für die Pflanzenzelle wichtigsten Elemente unter den Plastiden, sind nach Form, Größe und Anzahl außer-

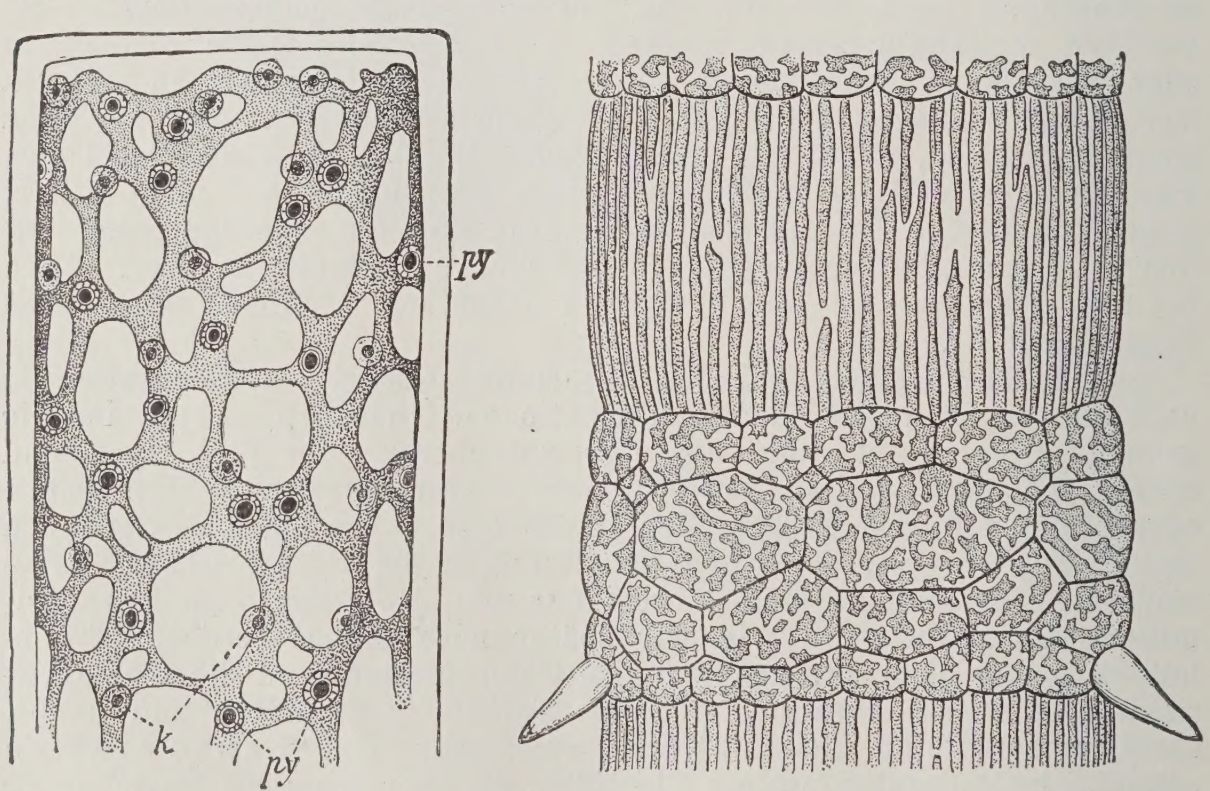
ordentlich variabel. Bei den höheren Pflanzen sind es meistens linsenförmige, kleine Scheibchen, die in größerer Anzahl in einer Schicht nebeneinander sich finden (Abb. 47). Größer ist die Mannigfaltigkeit nach Form und Anzahl bei den Chromatophoren der Algen. Sehr viele Algenzellen enthalten nur einen einzigen Chromatophoren von meist becher-, tafel- oder napfförmiger Gestalt; manchmal besitzt er die Form eines oder mehrerer Spiralbänder, wie bei *Spirogyra*, oder er stellt ein reich verzweigtes, gitterartiges Gebilde dar, wie bei *Cladophora*, (Abb. 48a). Bei *Ceramium* finden sich zwei Sorten von Chromatophoren, indem die langen Internodialzellen zahlreiche parallelliegende bandförmige Chromatophoren aufweisen, während die Knotenzellen kurze unregelmäßig gelappte Chromatophoren zeigen (Abb. 48b). Die Chromatophoren vieler Algen enthalten in der Ein- oder Mehrzahl (Abb. 51, 48a) kernartige Gebilde, die sog. Pyrenoide oder Stärkebildner. Es sind Kugeln unbekannter Natur, die als Zentren der Stärkebildung aufgefaßt werden, da sie meist von Stärkekörnern umgeben sind. Über die Pigmente der Chromatophoren wird später bei der Kohlenstoffassimilation eingehender zu sprechen sein.



a b

Abb. 47. a Eine Pflanzenzelle mit Chloroplasten. b Einzelne Chloroplasten in Teilung. Nach Sachs aus Verworn.

Die Chromoplasten sind nach Bau und Zahl ähnliche Gebilde wie die Chloroplasten der höheren Pflanzen. Die eingelagerten Pigmente



a b

Abb. 48. Verschieden geformte Chromatophoren. a einer Zelle von *Cladophora arcta* mit gitterartig durchbrochenem Chloroplasten. *k* Zellkern, *p* Pyrenoid. b Stück eines *Ceramium*-Sprosses mit verschieden geformten Chloroplasten in verschiedenen Zellen. Nach Schmitz und Schimper aus Küster.

sind Karotine, die häufig in Form deutlicher Tröpfchen auftreten, viel gröber verteilt sind als die Pigmente der Chloroplasten (Abb. 49).

Die Leukoplasten schließlich entsprechen ebenfalls der Grundsubstanz der Chloroplasten, nur fehlt ihnen das Pigment (Abb. 50). Oft wird ihnen durch Einlagerung von Eiweißkristallen eine langgestreckte Form aufgenötigt. Sie finden sich in Eizellen, in den Vegetationspunkten der Sprosse, in den Zellen unterirdischer Organe, wie in den weißen Teilen panachierter Blätter. Daß sie imstande sind, sich in Chloroplasten und Chromoplasten umzuwandeln, wurde schon oben hervorgehoben.

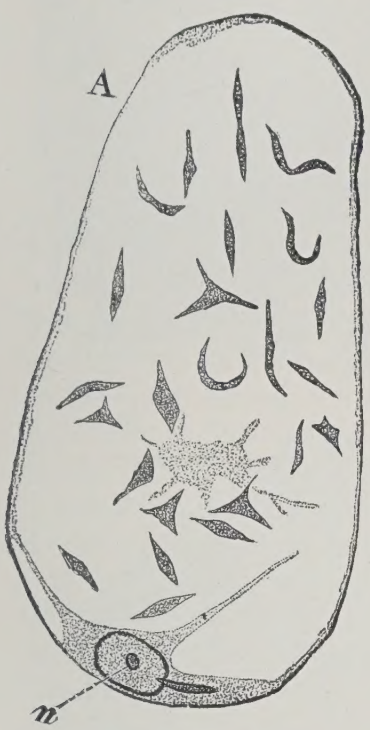


Abb. 49.

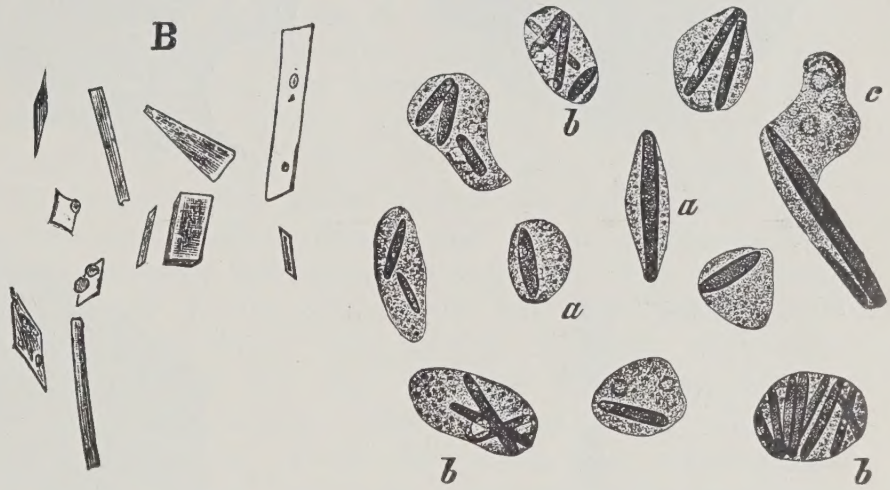


Abb. 50.

Abb. 49. Chromoplasten. A Aus dem Fruchtfleisch von *Crataegus coccinis*. *n* Zellkern. Vergr. 540. B Farbkörper aus der Wurzel der Mohrrübe, zum Teil mit Stärkekörpern. Vergr. 540. Nach Strassburger.

Abb. 50. Leukoplasten aus dem Milchsaft von *Euphorbia latyris*. a mit einem Stärkestäbchen, b mit mehreren Stärkestäbchen, c mit nukleolenähnlichen Einschlüssen. Nach Molisch aus Küster.

In neuerer Zeit wurde von einigen „Mitochondrienforschern" die Auffassung vertreten, daß die Chromatophoren resp. die Leukoplasten,

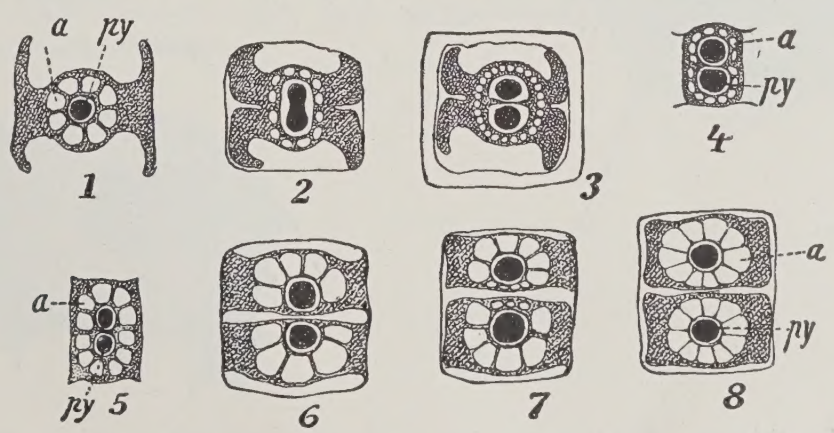


Abb. 51. Teilungen der Chromatophoren und Pyrenoide (*py*) mit den sie umgebenden Stärkemassen (*a*). Nach Schmitz aus Küster.

aus Chondriosomen innerhalb der Zelle neugebildet würden. Demnach käme ihnen also nicht die Natur von autonomen Zellorganen zu resp.

der Charakter der Autonomie würde auf die Mitochondrien zurückverlegt werden. Von einem Beweise für diese Auffassung kann jedoch

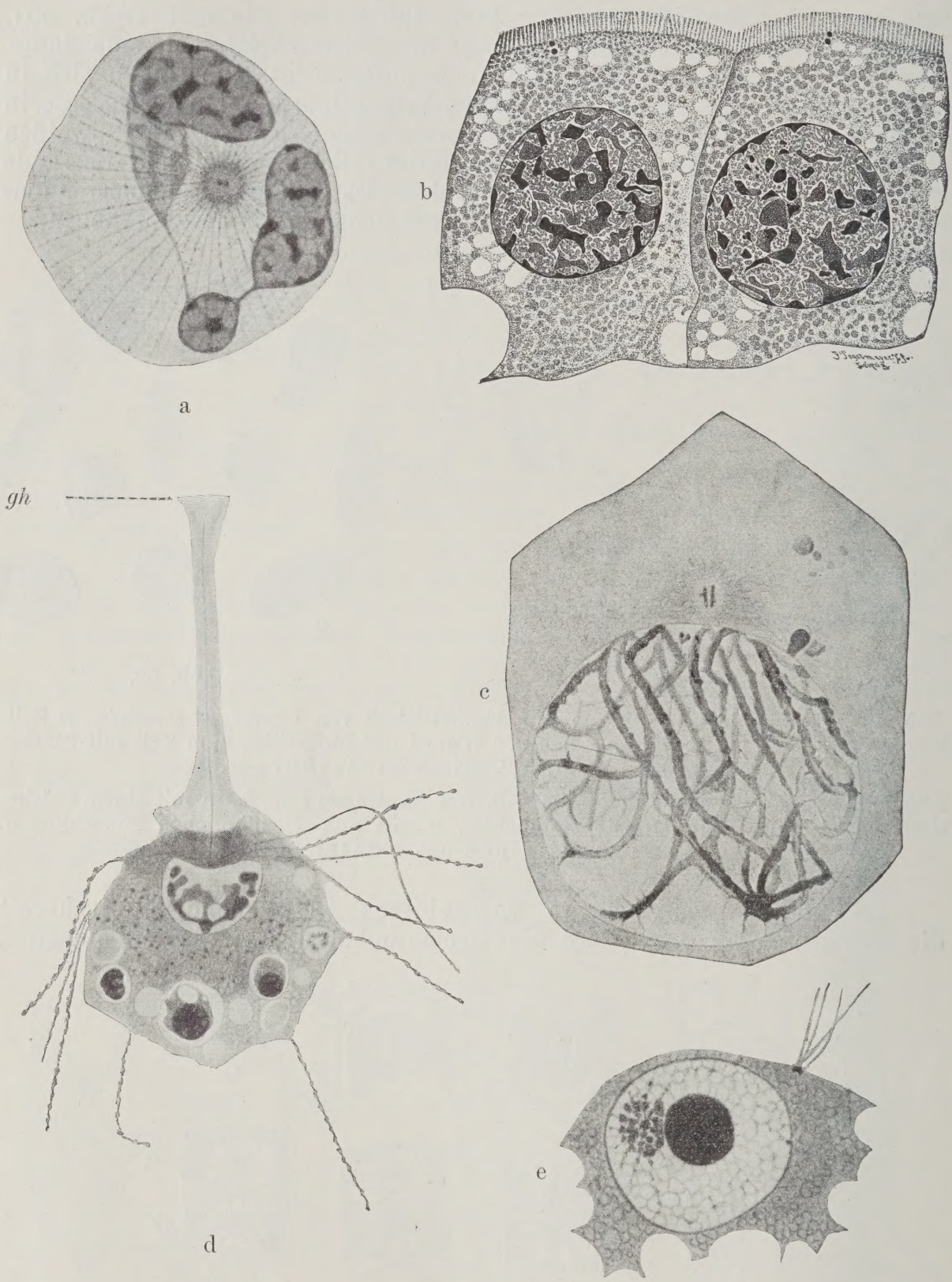


Abb. 52. Verschiedene Centrosome. a Leukozyt von Salamander. Centrosom mit Sphäre. Vergr. 1960. Original von Dr. Bělař. b Nierenzellen mit oberflächlich gelagerten Centren. Vergr. 1640. Nach Heidenhain. c Spermatocyte erster Ordnung von *Myxine glutinosa*. Nach K. E. Schreiner. d *Dimorpha mutans*, Heliozoenstadium. Das Centrosom ist zugleich das Basalkorn der Geißeln. *gh* Geißelhülle. Vergr. ca. 1960. Original von Dr. Bělař. e *Collodictyon* mit intranukleärem Centrum neben dem Binnenkörper. Vergr. 2300. Nach Bělař.

keine Rede sein. Und besonders bei Algen mit ihren scharf ausgeprägten, einzelnen Chromatophoren läßt sich ihr kontinuierlicher Übergang von Zelle zu Zelle durch fortgesetzte Teilung immer wieder aufs deutlichste erkennen (Abb. 51).

5. Centrosom.

Ganz kurz sei hier noch auf ein weiteres Element im Zellplasma höherer Tiere sowie niedere Pflanzen (speziell Algen, Pilze und Moose) hingewiesen, das meist als autonomes Zellelement angesprochen wird, das Centrosom oder Centriol. Es handelt sich um kleine Körnchen oder Doppelkörnchen, die in diesem Falle Centriole oder Diplosome genannt werden, oder aber um größere kugelige Gebilde, Centrosome, die im Innern ein Centriol oder Diplosom noch enthalten können (Abb. 52a—c). Beide Arten von Strukturen sind meist von einem strahlenförmig orientierten Protoplasma umgeben. Bei den Fortpflanzungserscheinungen der Zelle bilden sie nach ihrer Teilung die Teilungsspindeln und sollen daher mit ihren interessanten Umwandlungen im Zusammenhang mit diesen Vorgängen ihre genauere Darstellung finden. An dieser Stelle sollte nur auf ihre weite Verbreitung als autonome Zellorganellen hingewiesen werden. Bei den Zellen der höheren Pflanzen und bei den meisten Protozoen fehlen dagegen diese Gebilde im Protoplasma, weshalb man ihnen vielfach eine allgemeine Bedeutung absprach. Doch sind auch hier neuerdings morphologisch andere, weniger scharf begrenzte Plasmadifferenzierungen beobachtet worden, die offenbar den Centren homolog sind und ihnen wohl auch funktionell entsprechen. Weiterhin hat sich gezeigt, daß mindestens bei den Protozoenzellen ihnen homologe Bildungen sich auch im Innern des Kernes nachweisen lassen, die schon früher erwähnten lokomotorischen Kernkomponenten (Abb. 52e). Da jedoch ein volles Verständnis dieser Gebilde sich erst aus ihrem Verhalten bei der Kern- und Zellteilung ergibt, so sei die genauere Besprechung der ganzen Centrenfrage auf die Behandlung des Formwechsels verschoben. Ebenfalls in anderem Zusammenhang sollen auch andere, in vielen Fällen autonome Zellorganellen, wie die Blepharoplaste und Basalkörner, die mit dem Geißelapparat in Beziehung stehen, besprochen werden.

II. Abschnitt.

Statik.

A. Äußere statische Organellen.
   1. Pellicula.
   2. Schalenbildungen und Zellwände.
B. Innere statische Organellen.
C. Die Statik komplexer vielzelliger Systeme.

Wir haben an anderer Stelle eingehend die Gründe kennen gelernt, die uns veranlaßten, dem Protoplasma einen vorwiegend flüssigen Aggregatzustand zuzuschreiben. Trotz vielfachen Vorkommens gelartiger Phasen, trotz außerordentlicher Schwankungen, der Viskosität des Protoplasmas herrscht doch unbestreitbar in der lebendigen Substanz die flüssige Phase vor. Die äußere Form derartiger Systeme muß dann, wenigstens im ruhenden Zustand, notwendigerweise die eines kugeligen Tropfens, einer abgeflachten Linse oder Scheibe oder sonst eine einfache Gestalt sein. Flüssige oder breiig-gallertige Massen, die in anderen Flüssigkeiten schweben oder sich in Bewegung befinden oder in Wasser resp. Luft auf festen Substraten aufliegen, weisen jedenfalls immer diese Gestalt auf, wenn wir von den durch die Kapillaritätsgesetze, speziell den Ausbreitungssatz (s. oben S. 42) bedingten Ausnahmen absehen. Trotzdem finden wir die erwartete Gestalt nur bei wenigen Organismen wie bei den meisten Rhizopoden. Die weitaus größte Mehrzahl der Organismen tritt uns dagegen in ganz bestimmten konstanten Formen und Gestalten entgegen. Es ist das ja eine so charakteristische Erscheinung der Lebewelt; die Mannigfaltigkeit und Schönheit ihrer Formen im großen und im kleinen, von den typischen Formen eines großen Baumes oder Tieres an bis hinunter zu den mikroskopisch kleinen Organismen und ihren kleinsten Teilen, ist eine so auffallende und anziehende, daß die Formenkunde, die Morphologie, noch heute eine der wichtigsten Disziplinen der Biologie bildet, und die Freude an der Form ist sicherlich einer der wesentlichsten Reize, der nicht nur weite Laienkreise, sondern auch viele Forscher zur Biologie hinzieht.

Wie ist diese Formenmannigfaltigkeit, die ausgesprochen typische Form zunächst der einzelligen Wesen und der einzelnen Zellen, mit unserem früheren Resultat und den sich daraus ergebenden Folgerungen in Einklang zu bringen? Wie ist es möglich, daß eine aus einer flüssigen oder vorwiegend flüssigen Substanz bestehende Masse einen solchen Reichtum formenschöner, das Auge entzückender, bisweilen auch höchst bizarrer Gestalten hervorzaubert, die an Vielgestaltigkeit und Schönheit mit den Formen der Kristalle nicht nur wetteifern, sondern sie überbieten? Die einfache Lösung dieses Problems ergibt sich aus

der Tatsache, daß die bestimmte Form einer Substanz von flüssigem Aggregatzustand nur möglich ist, wenn entweder äußere oder innere feste Skelettbildungen vorhanden sind, die dem flüssigen Protoplasmatropfen eine spezifische, konstante Form aufzwingen. Besteht dieses Skelett in äußeren Schalenbildungen usw., die einfach von dem flüssigen Plasmatropfen ausgefüllt werden, so ist dieses Prinzip ja ohne weiteres einleuchtend, da der flüssige Inhalt die Form seiner Schale annehmen muß. Das Problem wird nun hier zu der Frage, wieso ein flüchtiger Protoplasmatropfen eine mehr oder minder komplizierte, von der Kugelform abweichende Schale auf seiner Oberfläche abscheiden kann. Ferner vermag die Oberfläche des Protoplasmaleibes selbst in mehr oder minder festen Aggregatzustand überzugehen, Pelliculabildungen zu erzeugen und dadurch zu einem äußeren formgebenden Organell zu werden.

Aber nicht nur äußere, sondern auch innere Skelettbildungen vermögen bekanntlich einem flüssigen System eine von der Kugelgestalt wesentlich abweichende, konstante spezifische Gestalt aufzuprägen, wie die bekannten Plateauschen Drahtfiguren zeigen. Die Art dieser formbildenden Skelettgebilde gliedert sich daher in natürlicher Weise in äußere und innere statische Organellen, und man kann bei jeder der beiden Gruppen dann wieder zwei Unterarten unterscheiden, je nachdem diese festen Gebilde selbst aus lebendiger Substanz bestehen (daher unter Umständen wieder in flüssiges Protoplasma eingeschmolzen werden können), oder ob sie Abscheidungsprodukte des Protoplasma darstellen, die vielfach durch Einlagerung von anorganischen Substanzen oder gar von Fremdkörpern verfestigt werden. Man unterscheidet diese beiden Arten in treffender Weise mit Bütschli als euplasmatische und alloplasmatische Organellen, wenn auch die Unterscheidung nicht in allen Fällen durchführbar ist.

A. Äußere statische Organellen.

1. Pellicula.

Als äußere statische Organellen der Zellen kommen zunächst die Pelliculabildungen in Betracht, deren Natur wir schon bei Besprechung des Aggregatzustandes kennen gelernt haben. Die Gelatinierung der Oberfläche, die Pelliculabildung, ist bei den verschiedenen Formen verschieden stark; so gibt es Formen mit verhältnismäßig weicher Pellicula, die den Strömungen im Innern der Zelle mehr oder minder nachgibt, so daß die Gestalt dieser Zelle oft innerhalb weiter Grenzen veränderlich ist. Man nennt solche Formen metabol. Die äußere Pelliculabildung metaboler Zellen kann durch innere, in sie eingelagerte Skelettbildungen noch versteift werden. Bei anderen Formen, speziell Infusorien, aber auch manchen Flagellaten und Gewebszellen, kann die Pellicula eine panzerartige Festigkeit aufweisen. Solche Formen sind dann ametabol. Zwischen ametabolen und metabolen Formen gibt es alle Übergänge. Wenn auch die Pelliculabildungen natürlicherweise euplasmatische Organellen darstellen, so ist doch die Pellicula vieler Formen von konstanter Eigenform unter gewöhnlichen Lebensbedingungen meist nicht reversibel. Doch kann durch äußere abnorme Bedingungen, wie durch Zufügung gewisser Chemikalien zu der Kulturflüssigkeit einerseits die Pellicula erweicht,

ja ganz verflüssigt werden, andererseits noch mehr verdickt und verfestigt werden. So gelang es Prowazek, bei dem Infusor *Colpidium* durch Zufügung von Chinin die Pellicula zu erweichen, während sie unter Einwirkung von Atropin panzerartig verfestigt wird. Hierher gehört auch die Erscheinung, daß Infusorien mit konstanter Form auf festen Nährböden amöboide Veränderlichkeit aufweisen. Ferner werden bei der Teilung, Encystierung und Befruchtung in der Regel Pelliculabildungen teilweise eingeschmolzen und später wieder neu gebildet.

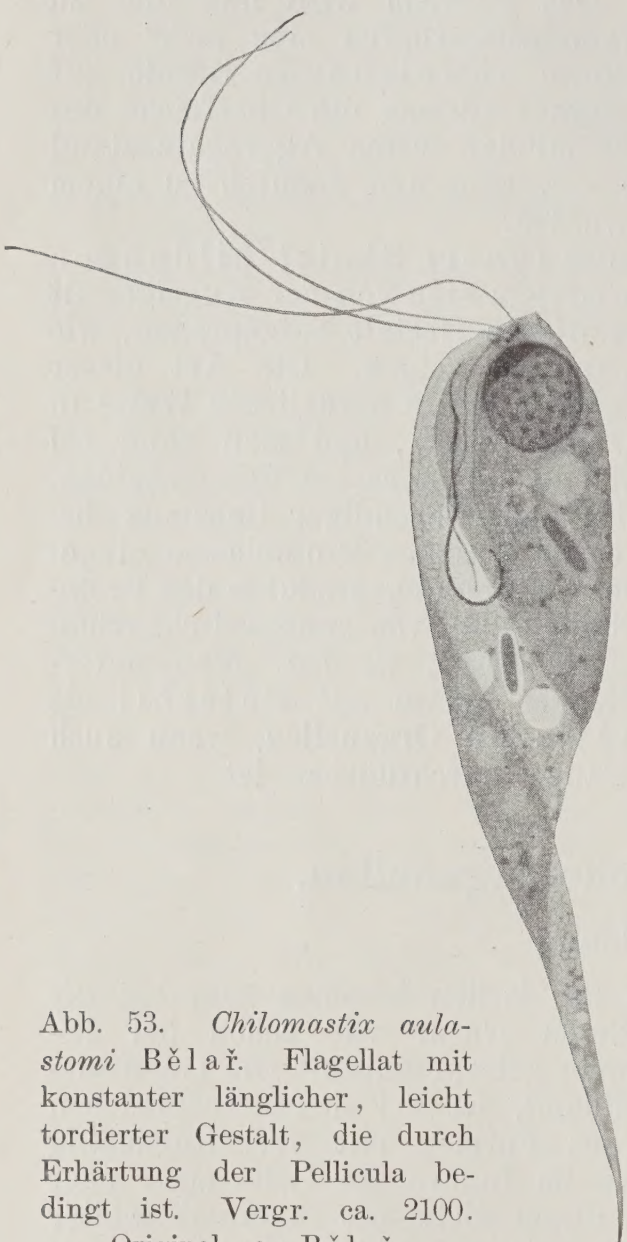


Abb. 53. *Chilomastix aulastomi* Bělař. Flagellat mit konstanter länglicher, leicht tordierter Gestalt, die durch Erhärtung der Pellicula bedingt ist. Vergr. ca. 2100. Original von Bělař.

Wenn auch die Pellicula ein spezifisches Produkt des besonderen Protoplasmas der einzelnen Zellarten ist, so geht aus den eben mitgeteilten Angaben doch hervor, daß auch das Außenmedium für ihre Bildung eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Die spezifische Eigenform vieler Flagellaten, speziell der einfachen elliptischen, eiförmigen, schraubig tordierten, auf der Unterseite abgeflachten Arten, ließe sich ohne weiteres physikalisch aus der Gelbildung der Oberfläche während eines Bewegungszustandes wenigstens im Prinzip verstehen. Wir brauchen uns z. B. nur vorzustellen, daß ein Tropfen mit einpoliger Vorwärtsbewegung — als solcher kann ja ein Flagellat aufgefaßt werden — in einem anderen flüssigen Medium (Wasser) eine irgendwie langgestreckte Rotationsfigur annimmt, die natürlich bei eintretender Gelatinierung der Oberfläche zur Dauerform des betreffenden Organismus fixiert wird. Die Form dieser Rotationsfigur wird dann natürlich von den verschiedenen physikalischen Bedingungen der in Betracht kommenden Systeme, dem Protoplasma einerseits, dem Wasser andererseits, sowie in weitem Maße auch von der Art der Bewegung des ersteren Systems und dem Zeitpunkt und der Schnelligkeit der Gelatinierung abhängen. So können auch leicht tordierte Formen (Abb. 53) durch langsame, allmähliche Gelatinierung der Oberfläche eines um seine Achse rotierenden Körpers zustande kommen. Bewegt sich ein solches System einpolig, aber auf einer festen Unterlage ruhend, so kann natürlich keine Rotationsfigur zustande kommen, sondern es wird höchst wahrscheinlich eine Abflachung auf der aufliegenden Seite eintreten. Da Versuche und genaue Beobachtungen über diese Vorgänge zurzeit noch nicht vorliegen, müssen wir uns mit den eben angedeuteten hypothetischen Erklärungsversuchen begnügen.

Schwierig und geradezu unmöglich wird in vielen Einzelfällen ein physikalisches Verständnis der Form bei so kompliziert gestalteten Organismen, wie es die meisten Infusorien sind. Hier kommt uns recht deutlich zum Bewußtsein, daß die Organismen nicht gegenwärtig völlig ablesbare physikalisch-chemische Systeme sind, sondern Systeme, die eine lange Geschichte mit sich tragen, wobei früher wirksame physikalisch-chemische Bedingungen, die heute nicht mehr an ihnen

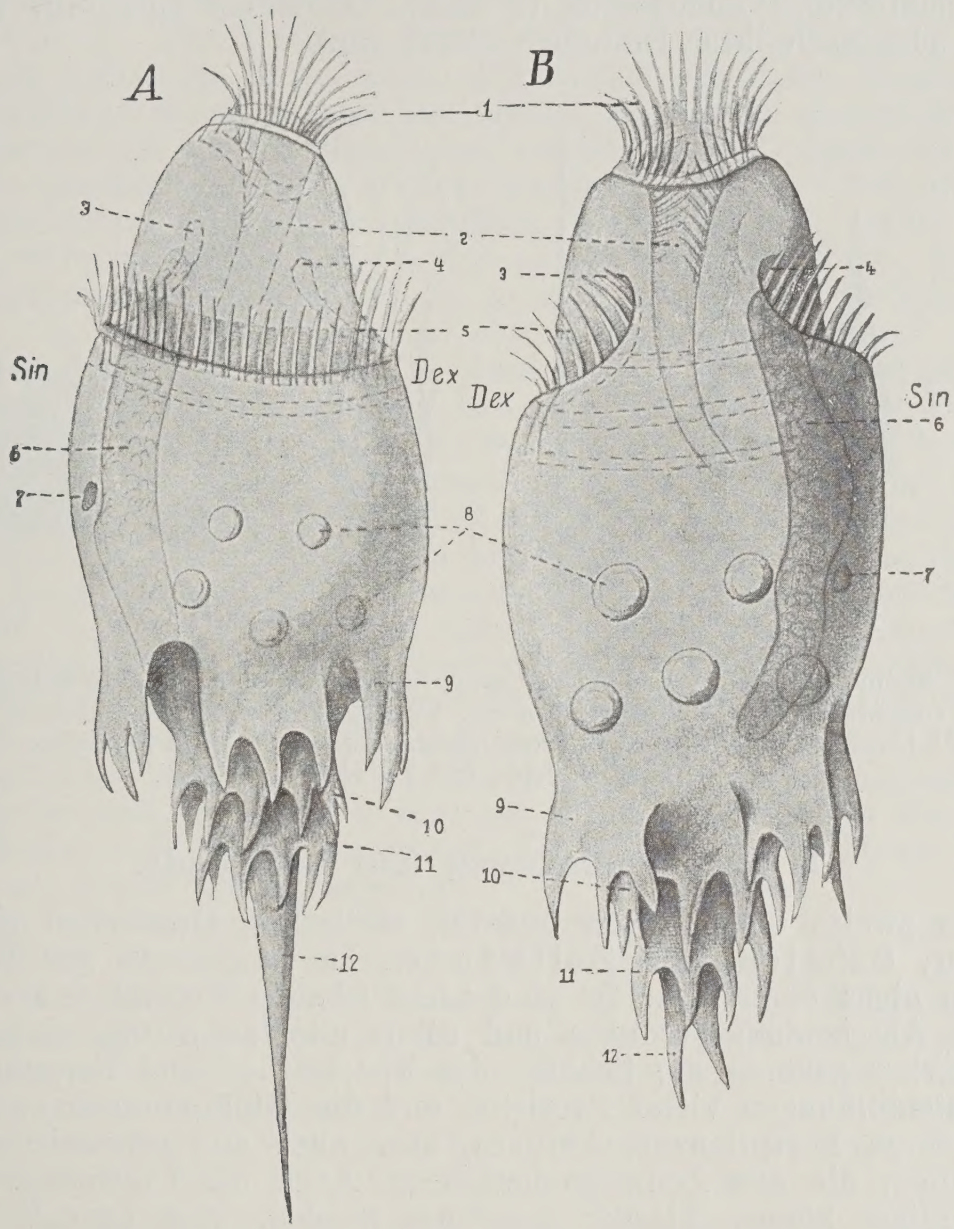


Abb. 54. *Ophryoscolex caudatus* Eberl. Kompliziert gebautes Infusor aus dem Wiederkäuermagen, Dorsalansicht. Vergr. ca. 500. Nach Eberlein, 1895, aus Lang.

analysierbar sind, ihre Zeichen hinterlassen haben. Diese in der Natur der Lebewesen begründeten Verhältnisse nötigen uns bei der Analyse dieser Formprobleme zu einer bescheidenen Zurückhaltung in vielen Fällen. Andererseits darf eine solche Überlegung aber nicht zur bequemen Ausflucht werden, um in jedem komplizierteren Fall auf eine Analyse zu verzichten und sich mit diesem geschichtlichen Räsonnement zu begnügen. Sind doch selbst ganz komplizierte Formen, wie die bizarren Infusorien aus dem Wiederkäuermagen (Abb. 54), bis zu

einem gewissen Grade verständlich, wenn man zur Erklärung neben der Pellicula noch innere statische Organellen hinzunimmt, die wir weiterhin noch kennen lernen werden.

Auch die ökologisch als Haftorganellen dienenden, Pelliculabildungen mancher parasitischer Protozoen, speziell die sogenannten Epimerite der Gregarinen (Abb. 55), lassen sich physikalisch-chemsich verständlich machen. Sie können als durch Berührungsreize hervorgerufene ektoplasmatische Pseudopodien (s. Kap. Dynamik) aufgefaßt werden, die bei oder nach ihrer Bildung erstarrt sind.

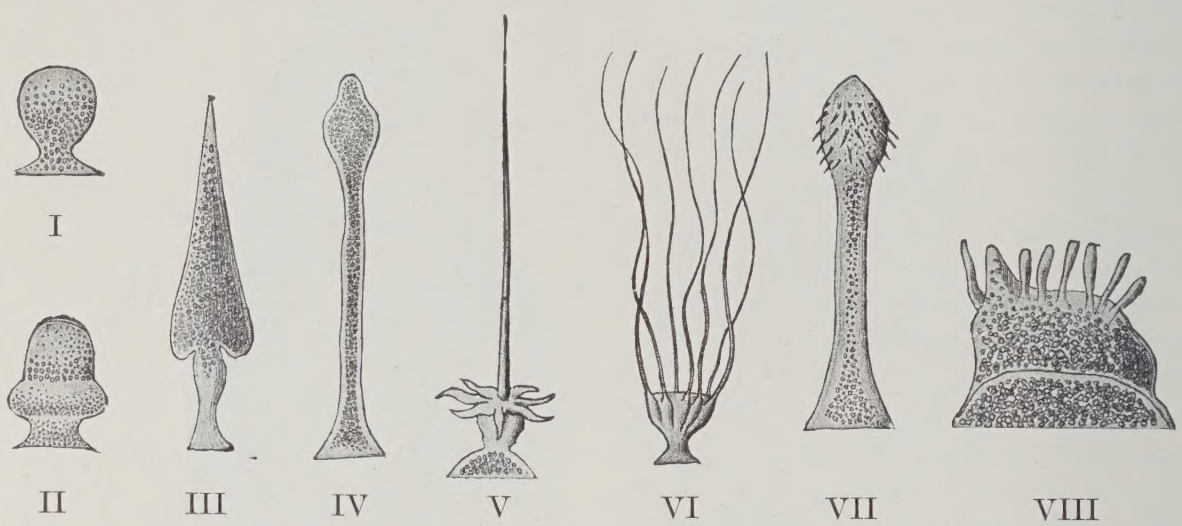


Abb. 55. Epimeritformen verschiedener polycystider Gregarinen. I *Gregarina longa*, II *Sycia inopinata*, III *Pileocephalus heeri*, IV *Stylorhynchus longicollis*, V *Beloides firmus*, VI *Cometoides crinitus*, VII *Geniorhynchus monieri*, VIII *Echinomera hispida*. Nach Léger aus Doflein.

2. Schalenbildungen und Zellwände.

Die zweite Gruppe von äußeren statischen Organellen sind die Hüllen, Schalen und Zellwände. Im Gegensatz zur Pellicula sind sie nicht reversibel. Es sind nicht lebende Protoplasmaprodukte, sondern Abscheidungsprodukte und somit alloplasmatische Organellen.

Hierher gehören die Schalen der Thecamöben und Foraminiferen, die Cystenbildungen vieler Protisten und die Hüllbildungen von Eiern und anderen Fortpflanzungskörpern, aber auch alle pflanzlichen Zellmembranen, die aus Zellulose bestehen. Auch die Chitinskelette der Gliederfüßler können hierher gerechnet werden. Nur handelt es sich bei ihnen um äußere Skelettbildungen, die von einer großen Anzahl im Verband stehender Zellen in koordiniertem Zusammenwirken auf der gemeinsamen Oberfläche zur Ausscheidung und Ausbildung gelangen.

Wir wollen hauptsächlich und eingehend die Schalen der Thecamöben und Foraminiferen analysieren, einmal weil sie die auffallendsten Formen und die größten Mannigfaltigkeiten aufweisen, und dann weil hier, vor allem durch die Arbeiten von Rhumbler, die physikalische Analyse am weitesten durchgeführt ist.

Wir beginnen mit den Schalen der **Thecamöben.** Diese Schalen besitzen als Grundsubstanz alloplasmatische Hüllen, die von dem Protoplasma ausgeschieden werden und in die meist Fremdkörperchen (Sandkörnchen, Diatomeengehäuse usw.) oder im Plasma gebildete Plättchen

eingelagert sind. Chemisch besteht diese organische Grundlage aus Pseudochitin. Alle diese Schalenbildungen schließen den sie umhüllenden Organismus nicht völlig gegen die Außenwelt ab, sondern enthalten in der Regel eine einzige große Öffnung, die den Kontakt der lebenden Substanz mit der Außenwelt ermöglicht.

Das Merkwürdige dieser meist recht einfach gestalteten Thecamöbenschalen, deren äußere Gestalt von einer Rotationsfigur in der Regel nicht erheblich abweicht, ist nicht ihre Form, sondern ihr feinerer Aufbau. Die fremden, zuvor von der Amöbe aufgenommenen oder auch selbst im Protoplasma der Amöbe gebildeten Bausteinchen sind nämlich zu einem äußerst kunstvollen Mauerwerk zusammengefügt, das trotz der oft ganz willkürlichen Gestalt — man denke an aufgenommene Sandkörnchen oder Diatomeenschalen — keine Lücke zwischen den einschichtig aneinander gereihten Steinchen offen läßt. „Kein Maurer wäre in der Lage, Bausteine von so beliebiger Form, wie hier, in so dichtem Aneinanderschluß, d. h. also ohne mit Mörtel ausgefüllte Lücken, so eng und kunstgerecht aneinanderzubringen.“ Daher herrschte auch früher vielfach die Ansicht, daß diese Baufertigkeit der beschalten Amöben, wie sie uns besonders in der Gattung *Difflugia* entgegentritt, angesichts ihrer Vollkommenheit nur durch besondere vitale Fähigkeiten dieser Organismen erklärbar wäre. Rhumbler hat jedoch gezeigt, daß die physikalische Analyse derartiger Kunstbauten sehr einfach ist. Die Thecamöben bilden ihre neuen Schalen stets nur bei der Fortpflanzung, nachdem sie zuvor mit ihren Pseudopodien kleine Steinchen in ihren Weichkörper aufgenommen haben (*Difflugia*) resp. die Schalenplättchen selbst im Körper gebildet haben (*Euglypha*). Bei dieser Fortpflanzung quillt nun das Protoplasma unter starker Wasseraufnahme aus der Schalenmündung hervor und gleichzeitig treten die aufgesammelten Bausteinchen auf die Oberfläche des hervorgequollenen Plasmateiles und werden hier zugleich mit der in flüssiger Form ausgeschiedenen und dann erstarrenden Kittmasse zu dem festen Mauergerüste der Schale zusammengefügt.

„Die geschilderte Art des Gehäusebaues läßt sich nun (nach Rhumbler) als die gleichzeitige Defäkation einer großen Zahl von Bausteinchen auffassen, bei welcher das gleichzeitige Aufsteigen der klebrig-flüssigen Kittmasse auf der Amöbenoberfläche ein Abfallen der Steinchen verhindert. Daß derselbe Weichkörper, welcher die Bausteinchen zuvor aufgesammelt, d. h. importiert hat, mit einem Male dieselben Bausteinchen exportiert, hat nichts Verwunderliches, da ja der Weichkörper zur Zeit der Tochterschalenbildung durch seine plötzliche Aufquellung deutlich genug innere Umwandlungen verrät, die mit Veränderungen der Kohäsions- und Adhäsionsverhältnisse der agierenden Substanzen verknüpft sein müssen, und die darum auch leicht die früheren Importbedingungen in Exportbedingungen umwandeln können.“

Die Aneinanderlagerung der auf die Oberfläche übergetretenen Bausteinchen zu einem dichten Mauerwerk geschieht durch Kapillarattraktion, d. h. dadurch, daß die Kittmasse zwischen den Bausteinchen kapillar hochsteigt und die Bausteinchen so dicht wie nur möglich durch Kohäreszenz aneinanderzieht. Der Adhäreszenz- und Kohäreszenzsatz erklären somit die wunderbare Baufertigkeit der Rhizopoden.

Die Richtigkeit dieser Erklärung läßt sich nun mit Rhumbler noch durch einen Modellversuch mit anorganischen Flüssigkeiten

demonstrieren. „Mengt man irgendeiner Ölart etwas Eiweiß und feinste Quarzkörnchen von der Größe der Bausteinchen der Difflugien hinzu und drückt dann die mit Eiweiß durchtränkte Ölmasse aus der Öffnung einer fein ausgezogenen Pipette in eine Wasser-Alkoholmischung aus, so tritt ein Öltropfen langsam aus der Pipettenspitze aus, der, ganz wie der Plasmatropfen bei der Bildung des Tochtergehäuses, seine Eiweißbeimengung, die als Kittmasse funktioniert, und sämtliche in ihm enthaltenen Steinchen auf die Oberfläche des Öltropfens treten

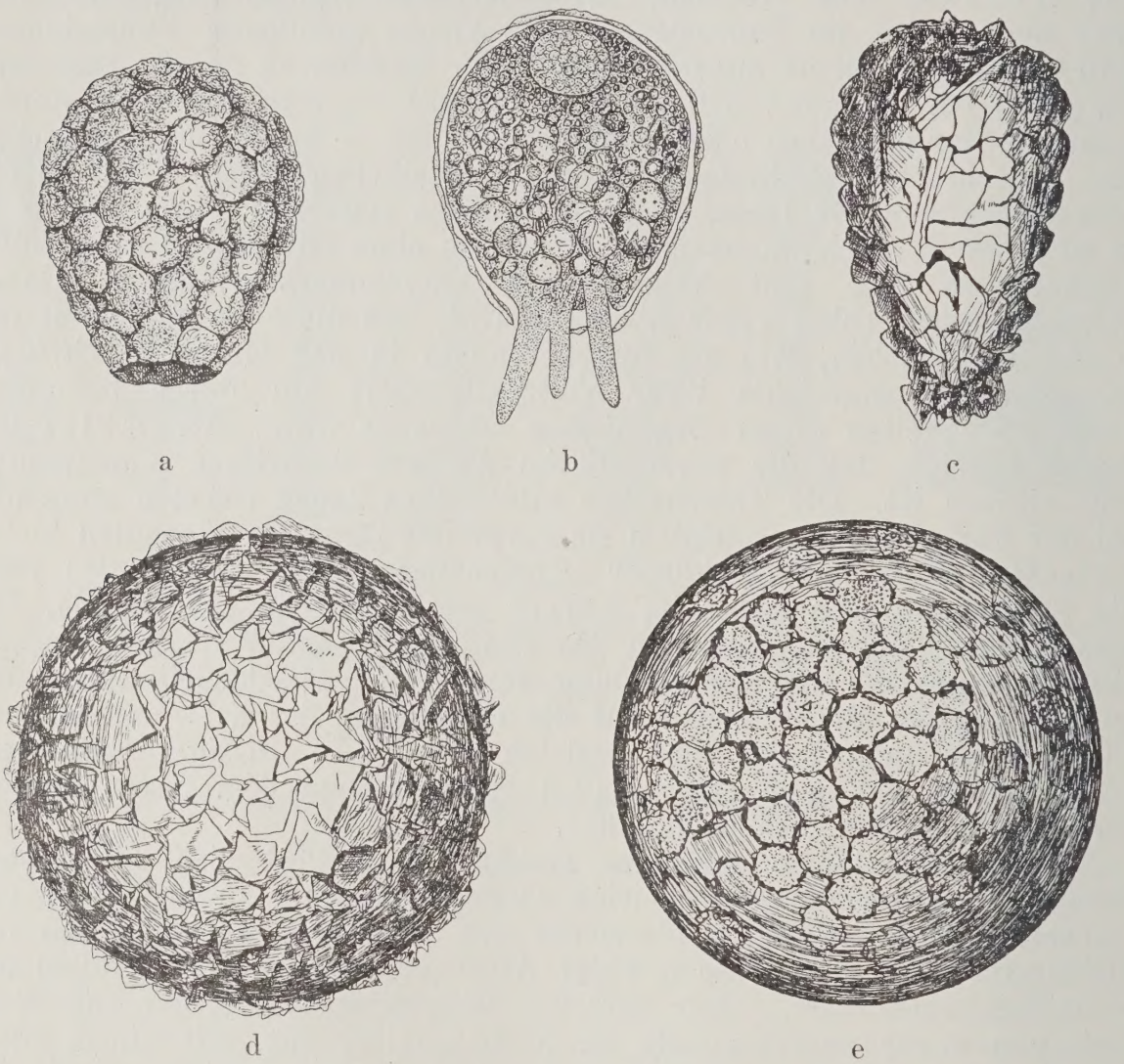
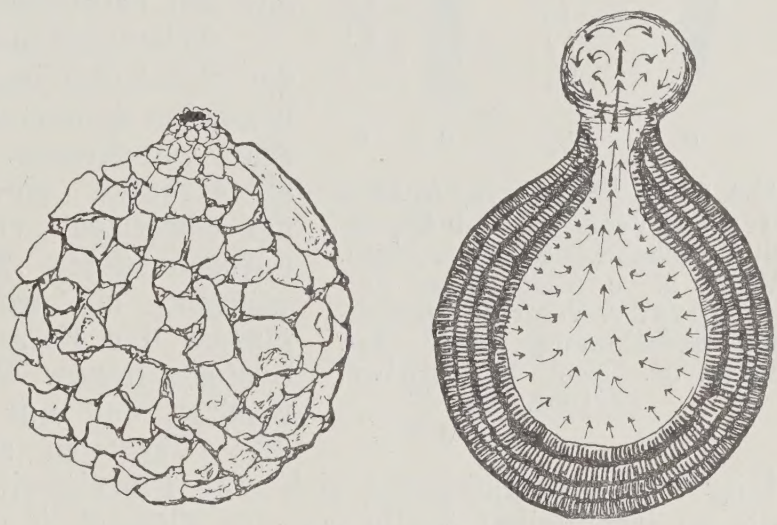


Fig. 49. a und b *Difflugia* (a Gehäuse aus selbst produziertem organischen Material, b Längsschnitt); c—e künstliche Gehäusebildungen; c Öltropfen mit Schale aus Quarzkörnern; d Chloroformtropfen mit Gehäuse aus Glassplittern; e Tropfen eines Gemisches von Chloroform, Provenceöl und alkoholischer Schellacklösung mit Gehäuse aus Zinnober und Glassplittern. c—e nach Rhumbler aus Verworn.

läßt und hier die kleinen Bausteinchen zu einem tadellos enggefügten Mauerwerk aneinanderschließt“ (Abb. 56). Es sei ausdrücklich betont, daß wir von den eigentlich physikalisch-chemischen Vorgängen, die der Fortpflanzung und dem mit ihr verbundenen Export der Bausteinchen an die Oberfläche — also von den eigentlichen vitalen Prozessen der Bautätigkeit — zugrunde liegen, zurzeit nichts wissen. Damit aber, daß Rhumbler gezeigt hat, daß nicht nur das lebende Plasma, sondern jede andere Flüssigkeit unter ähnlichen physikalischen Bedingungen ähnliche Gehäuse aus beigemengten Fremdkörpern aufzubauen vermag,

ist dem einst so viel bewunderten Difflugiengehäuse der vitalistische Nimbus genommen.

Die **Foraminiferen** besitzen im Gegensatz zu den Thecamöben Schalen von größter Mannigfaltigkeit der Formen. Wenn man eine Sammlung dieser zierlichen Gehäuse durchmustert, erscheint es dem Betrachter wohl zunächst völlig aussichtslos, diese Kunstformen der organischen Natur mechanistisch zu begreifen und zu analysieren. Und doch ist es den Untersuchungen von Rhumbler gelungen, auch diese kleinen Wunderwerke, wenigstens im Prinzip, dem physikalischen Verständnis zu erschließen. Die Analyse der Formbildung dieser Schalen sei daher etwas ausführlicher wiedergegeben. Das Protoplasma der Foraminiferen ist keine homogene Flüssigkeit, sondern nach wohlbegründeter Annahme ein weitgehend an verschiedenen Teilen anhomogen aufgebautes Kolloidgemisch. Das bedingt eine verschiedene Oberflächenspannung an verschiedenen Stellen und damit Abweichungen von der Kugelform. Die Oberflächen sind nicht absolute, sondern „relative" Minimalflächen.



a b

Abb. 57. a *Saccamina sphaerica* M. Sars. Vergr. 12. b Ideeller Durchschnitt durch einen längere Zeit in Chromsäure (5-proz.) liegenden Quecksilbertropfen. Man sieht die Schichtung der Quecksilberoxydulchromathülle und die radiäre Stellung der Kristalle in ihr. Die Pfeile geben die Druckrichtungen an, welche das Quecksilber aus der Hülle heraustreiben und vorderwärts einen Wirbel im Quecksilber erzeugen. Nach Rhumbler, 1902.

„Die anomogene flüssige Körpersarkode mit ihrer anomogenen Oberflächenspannung verfährt beim Aufbau und Wachstum ihrer Schale nicht anders, wie von jeder anderen Flüssigkeit zu erwarten ist, die unter Wirkung anomogener Oberflächenspannung eine feste Haut oder Grenzmembran gegen ein äußeres flüssiges Medium zur Abscheidung bringt."

Die Gültigkeit dieses Satzes für die monothalamen Schalen hat Rhumbler an einem Modellversuch demonstriert. Übergießt man kleine Quecksilbertröpfchen mit Wasser und fügt dann so viel kristallisierte Chromsäure hinzu, als nötig ist, um eine 5-proz. Chromsäure zu erhalten, so überdecken sich die Quecksilbertröpfchen mit einer festen kristallinischen Hülldecke, der Hauptsache nach Quecksilberoxydulchromat, unter deren Druck die Tropfen ihre ursprüngliche Gestalt verlassen, und nehmen im Laufe von $1^1/_2$—3 Tagen alle wesentlichen Formen der monothalamen Foraminiferenschalen an, die oft mit größter Treue kopiert werden (Abb. 57). „An einer größeren Zahl derartiger Versuche wird man alle Formen zusammenfinden, die sich im Bereich der monothalamen Familien der Saccaminiden, Rhabdaminiden und der Ammodisculiniden finden. Es fehlen weder die Kugelformen

der Saccaminiden, noch die Röhrenformen der Rhabdaminiden, noch die verzweigten oder sternförmigen Formen, wie sie bei den Astrorhizinen besonders häufig sind, noch die spiral eingerollten der Ammodisculiniden, noch die Anfänge einer primitiven Segmentierung, wie sie sich beispielsweise bei *Rhabdamina discreta* findet (s. Abb. 58, 59). An Stelle der Mündung findet man auch bei diesen Quecksilberexkreszenzen stets an einer der jeweiligen Foraminifere, die in Nachahmung vorliegt, genau entsprechenden Stelle, eine Öffnung, aus welcher die aus dem Wachstumsdruck der Hülle hervorgepreßte Quecksilberkuppe aus der sonst braunroten Decke hervorglitzert.“ Die hier wiedergegebenen Abbildungen 57—59 zeigen die erstaunliche Übereinstimmnng der künstlichen Schalen mit den natürlichen Objekten.

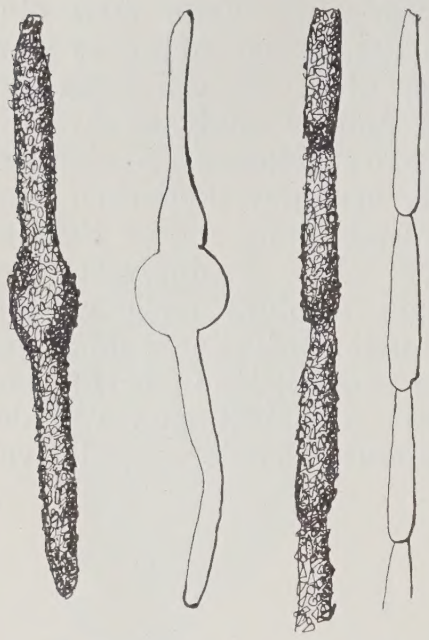


Abb. 58. a *Rhabdamina linearis* Brady. Vergr. ca. 9. b Quecksilbernachahmung der vorigen. Vergr. 5. c *Rhabdamina discreta* Brady. Vergr. 7. d Quecksilbernachahmung dieser Art. Vergr. 50. Nach Rhumbler, 1902.

Selbstverständlich sind die Ursachen der Schalenbildung und der ihr zugrunde liegenden Anhomogenitäten in beiden Fällen sehr verschieden. Denn bei den Quecksilbertropfen sind die Anhomogenitäten der Oberfläche von außen bedingt (durch unregelmäßigen Zusatz der Chromsäure), während sie bei dem lebenden Protoplasma der Foraminiferen im Innern des Systems liegen. Für das mechanische Endresultat, und nur auf dieses kommt es bei dem Vergleich an, ist das gleichgültig. Hier wie dort umkleidet sich eine Flüssigkeit mit einer festen Hülle, die an irgendeiner Stelle von der Flüssigkeit durchbrochen wird, wobei die herausfließende, flüssige Masse sich wieder mit einer Hülle über-

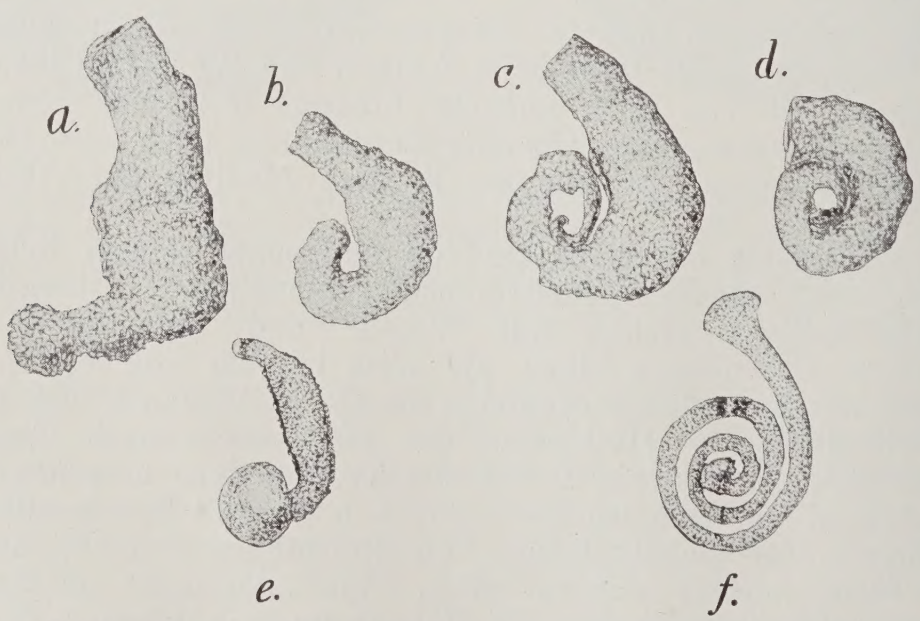


Abb. 59. a—d *Psammonix vulcanicus* Död., in verschiedenem Grade spiralig aufgerollte Individuen. Vergr. 4. e und f Quecksilbernachahmungen dieser Art in zwei verschiedenen Aufwindungsgraden. Vergr. 5. Nach Rhumbler, 1902.

zieht und die Hülle dann zu einer Röhre, Spirale usw. ausweicht. Bei den Foraminiferen ist nun das Weiterwachsen der Schale durch das Wachstum des Protoplasmas bedingt, während die Quecksilberexkreszenz unter dem Druck der zunehmenden Wanddicke wächst. Besonders interessant ist die Tatsache, daß bei diesen Versuchen auch unregelmäßig segmentierte Gehäuse entstehen können, die den Schalen der Genera *Rhabdamina discreta* und *Hyperamina* gleichen, die als Übergang zu den polythalamen Formen gelten. Diese unvollkommene Segmentierung kann auf eine Periodizität von rascherem und weniger raschem Wachstum zurückgeführt werden.

Aber auch die echte Kammerung, wie sie für die Schalenbildung der höheren polythalamen Foraminiferen charakteristisch ist, läßt sich einer physikalischen Analyse unterziehen. Die Kammerung entsteht da-

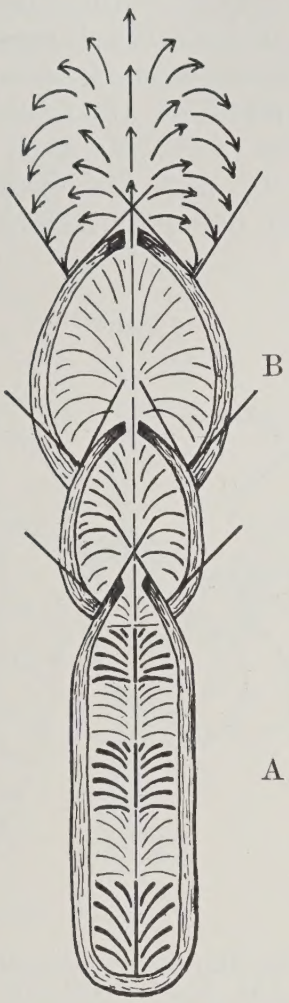


Abb. 60.

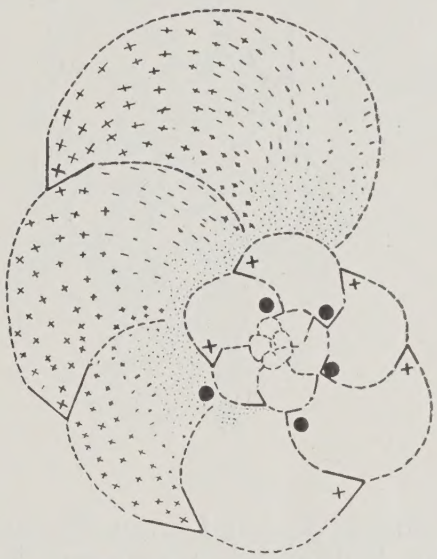


Abb. 61.

Abb. 60. Schema zur Veranschaulichung der Entstehung der Randwinkelbildung bei periodischem polythalamen Schalenwachstum. A der kontinuierlich gewachsene primordiale Schalenteil ohne Randwinkel, B der gekammerte Schalenteil mit Randwinkeln. Nach Rhumbler.

Abb. 61. Schema zur Veranschaulichung verschieden großer Randwinkel durch das heteromorphe Cytoplasma einer *Pulvinulina*. Die Heteromorphie des Plasmas ist durch verschiedene Musterung in den drei letzten Kammern wiedergegeben. Der punktierte Plasmateil erzeugt einen Randwinkel von 90° (•), der durch Kreuzchen bezeichnete einen kleineren von nur 60° (+). Vergr. 63. Nach Rhumbler, 1902.

durch, daß zeitweise Gehäusewachstum mit vollständiger Sistierung dieses Wachstums periodisch abwechselt. Diese Ruhepause im Wachstum setzt die Tiere in die Lage, die Röhrenöffnung bis auf eine kleine Mündung, die zum Auslassen der Pseudopodien unbedingt notwendig ist, zu verschließen. Dadurch kommt ein neues Moment in den Aufbau der polythalamen Schalen hinein. Das aus der Mündung austretende Protoplasma fließt nämlich jetzt über Teile der alten Schale hinweg, berührt also bei der Anlage neuer Gehäuseteile (Kammern) alte, bereits fest erstarrte Gehäuse. Nach dem schon früher erörterten Rand-

winkelsatz (s. oben S. 41) muß aber eine bestimmte Flüssigkeit in Berührung mit einem festen Substrat von bestimmter Beschaffenheit stets gleiche Randwinkel bilden. „Tritt also die Sarkode beim Kammeraufbau auf die Außenseite der früher gebildeten Schalenwand über, so muß sie als Flüssigkeit mit dieser festen Schalenwand konstante Randwinkel bilden, und diese Randwinkel müssen sich in der später fertig gebildeten Kammer in Gestalt des Winkels erkennen lassen, den jede spätere Kammerwand mit der betreffenden früheren Kammerwand, der sie gerade aufsitzt, bildet. Bei den polythalamen Schalen kommt demnach die Konstanz homologer Randwinkel als neues mechanisches Moment hinzu.“ Das beigefügte Schema (Abb. 60) nach Rhumbler erläutert die Entstehung der Kammerung und der Randwinkelbildung bei dem periodischen Schalenwachstum der polythalamen Foraminiferen.

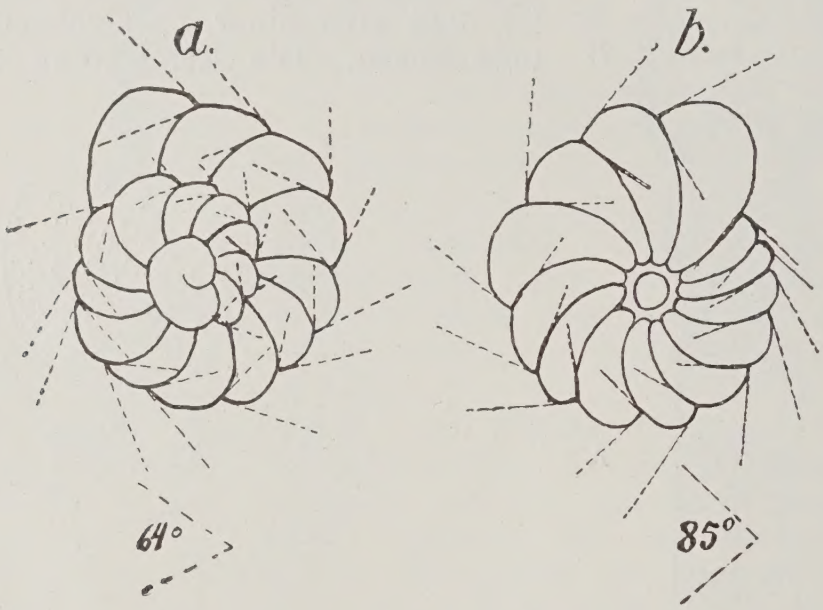


Abb. 62. *Rotalia becarii* L., von der Dorsal- (a) und der Ventralseite (b) aus gesehen; der relative Randwinkel beträgt auf der ersten 64°, auf der Ventralseite aber 85°. Nach Fornasini aus Rhumbler, 1902.

Die Randwinkel, die die neuen Kammerwände mit den alten Kammern bilden, müßten nun in allen Kammern gleich sein, wenn das Protoplasma der Foraminiferen eine homogene Flüssigkeit wäre. Da das aber meist nicht der Fall, das Protoplasma vielmehr heteromorph ist, so muß jede besondere lokale Stelle des der alten Kammer adhärierenden Protoplasmarandes auch ihren besonderen Randwinkel haben, der innerhalb jeder Kammer jedesmal da zum Ausdruck kommen muß, wo der betreffende Plasmateil bei der jeweiligen Kammerbildung auf den früheren Schalenteilen während der Schalenwandabscheidung Halt gemacht hat (Abb. 61). Wir haben also nicht eine allseitige Gleichheit der Randwinkel resp. der Kammeransatzwinkel zu erwarten, sondern eine gruppenweise gleiche derart, daß nur die homolog gegelagerten Randwinkel, die jeweils von der gleichen Protoplasmapartie erzeugt worden sind, einander gleich sind. Diese Erwartung bestätigt sich. Bei den polythalamen Foraminiferen sind die homolog gelagerten Kammerrandwinkel in einer gestaltsähnlichen Kammerfolge einander gleich. Die beigefügten Ab-

bildungen zeigen solche homologen Randwinkel von verschiedenen Foraminiferen, die nach verschiedenen Beobachtern zusammengestellt sind (Abb. 62—64).

Weiterhin läßt sich nach physikalischen Überlegungen ableiten, daß die verschiedenen Ansatzwinkel der neuen Kammern, abgesehen von den lokalen Inhomogenitäten des Plasmas, auch von der Form der alten Kammerteile abhängig sind. Das kammerbauende flüssige Cytoplasma muß nämlich infolge seiner Oberflächenspannung auf der Flußfläche der berührten älteren Schalenteile stets unter geringstem Oberflächenverbrauch vorfließen. Daraus folgt eine ganz bestimmte Lagerung jeder Randwinkelsorte, die auf den ähnlichen Flußflächen bei jeder Kammerbildung jedesmal dahinläuft, wohin sie mit dem geringsten Oberflächenverbrauch hinkommen kann. Dafür maßgebend ist aber

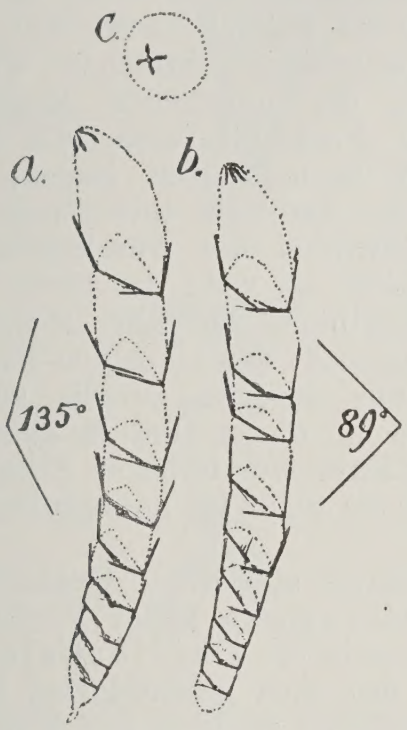


Abb. 63.

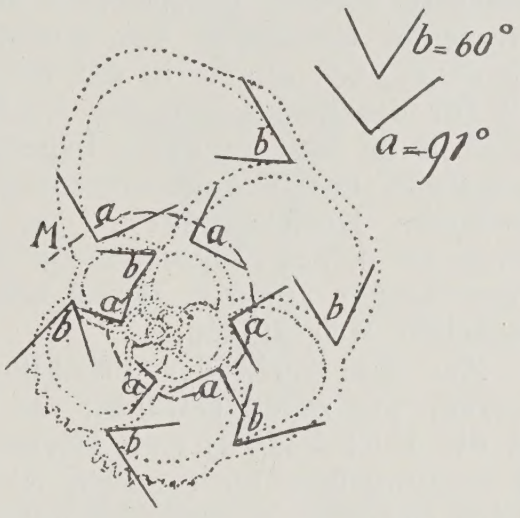


Abb. 64.

Abb. 63. *Nodosaria communis* d'Orb. Die Schalenachse verläuft, wie aus der Scheitelansicht (c) ersichtlich (Mündung ×), exzentrisch durch die Kammerquerschnitte. Hier sind daher nur die homologen Randwinkel einander gleich. Die in der Figur links gelegenen größeren Randwinkel (135°) liegen der Mündungsachse zunächst, die in der Figur rechtsseitig liegenden kleineren Randwinkel (89°) sind von der Mündungsachse am weitesten entfernt. Vergr. 40. (Umrisse nach Brady.) Nach Rhumbler, 1902.

Abb. 64. *Pulvinulina menardii* d'Orb., von der Dorsalseite; die Mündung liegt ventral bei *M*, wo die Mündungsachse durch die Punkt-Strich-Linie angegeben ist. Der größere Randwinkel ($a = 91°$) liegt dicht bei der Mündungsachse, der kleinere ($b = 60°$) am weitesten von ihr entfernt. Vergr. 95. Nach Rhumbler, 1902.

auch außer der Größe der Randwinkel die Krümmungsart des überflossenen Randteiles. So dringt ein Flüssigkeitsrand auf einer konvexen Krümmungsfläche um so rascher vor, je kleiner sein Randwinkel ist, während umgekehrt auf einer konkaven Fläche ein größerer Randwinkel wegen geringeren Oberflächenaufwandes weiter vordringt. „Nur auf ebenen Flächen hat keine Randwinkelsorte vor einer anderen etwas voraus. Auf einer ebenen Fläche muß der Sarkoderand von der Ausströmungsstelle (Mündung) aus nach allen Seiten hin in gleicher Weise, also in konzentrischen Kreisen oder konzentrischen Kurven, vorrücken, nach konvexen Flußflächengebieten muß er seine kleinsten Randwinkel vorschicken, nach konkaven seine größten Rand-

winkel und dergleichen, so erhält jede Randwinkelsorte ihre bestimmte Lagerung und zwischen den verschiedenen Randwinkelsorten spannt sich die neue Kammerwand über den vorgeflossenen Sarkodeteil als relative Minimalfläche hinüber, d. h. sie ist so klein geblieben, als sie angesichts der Verschiedenheit der Randwinkelsorten nur immer bleiben konnte." „Bei jedesmaligem gleichbleibenden Protoplasmazuwachs müssen die Kammern, das wird uns ohne weiteres aus den gegebenen Andeutungen erhellen, eine ganz bestimmte Gestalt und Lagerung annehmen und in folgenden Neukammerbildungen beibehalten, nachdem diese Gestalt erstmalig modelliert von ihren Randwinkelsorten und dem Minimalitätsstreben ihrer Oberfläche, auf der meist, aber nicht immer kugeligen Embryonalkammer aufgestellt worden ist" (Rhumbler).

Mit den eben entwickelten, verhältnismäßig einfachen Prinzipien von Rhumbler ist es möglich, die ungeheure Mannigfaltigkeit der verschiedenen Schalen der Foramininferen, die sich allerdings auf einige wenige Haupttypen zurückführen lassen, in einfachster Weise physikalisch zu verstehen. Daß die theoretisch zu erwartende Gleichheit der homologen Randwinkel der Foraminiferen sich denn auch allgemein hat bestätigen lassen, ist wohl der beste Beweis für die Richtigkeit der Erklärungs-Prinzipien. Die aller Mannigfaltigkeit im Bau zugrunde liegende Inhomogenität der einzelnen Protoplasmateile des Foraminiferenkörpers ist uns dagegen zurzeit völlig rätselhaft. Doch genügt es ja, wenn, wie in diesen Fällen gezeigt werden kann, die Lebewesen zur Erzeugung ihrer wunderbaren Schalenformen keiner anderen Mittel bedürfen, als sie auch im anorganischen Geschehen sich finden.

Zur Kategorie der formbildenden äußeren statischen Organellen gehören, wie schon erwähnt, die Cystenbildungen vieler Protisten und die Hüllbildungen tierischer Eier sowie die Chitinskelette der Arthropoden, doch wollen wir uns mit den oben geschilderten Beispielen tierischer Gestaltsbedingungen der äußeren Skelette und Schalen begnügen, zumal da eine physikalische Analyse der Cystenbildungen und Chitinskelette bisher noch nicht versucht worden ist.

Das gilt auch im wesentlichen ganz allgemein von den äußeren formbildenden Skeletten der Pflanzenzellen, den Zellulosemembranen. In den meisten Fällen dürfte ja eine physikalische Erklärung der Form dieser Membranen nicht schwer fallen, handelt es sich doch nicht nur bei den einzelligen pflanzlichen Protisten, sondern auch bei den kolonialen Verbänden der Algen, Pilze und der höheren Pflanzen bei den einzelnen Zellmembranen in der Regel um recht einfache Gestaltstypen, wie Kugeln Ellipsoide, Polyeder und Zylinder. Immerhin kommen z. B. bei den Desmidiaceen und Bacillariaceen bekanntlich auch äußerst komplizierte, für das Auge höchst reizvolle Formbildungen vor, deren physikalisches Verständnis nicht ohne weiteres gegeben ist. Es fehlt hier zurzeit jede eingehendere Analyse. Doch sei auf eine neue Beobachtung von Klug hingewiesen, die deutlich zeigt, wie selbst eine bizarre Form einer Zellulosemembran zustande kommen kann. Die Zygote der Desmidiacee *Staurastrum hirsutum* ist mit an den Enden verzweigten, mehr oder minder langen Stacheln ausgestattet. Dieselben entstehen in der Weise, daß die ursprünglich glatte, kugelige, nur von einer dünnen Membran begleitete Zygote gleichzeitig an der ganzen Oberfläche buckelartige Ausstülpungen (Pseudopodien) vorwölbt, die sich allmählich zu stachelartigen Gebilden verlängern. Diese Aus-

sackungen sind zunächst ganz von Protoplasma erfüllt, das bis in die Verzweigungen tritt (Abb. 65). Es handelt sich also um eine Art von Pseudopodienbildung. Erst nach Ausbildung der letzten Ausstülpungen beginnt die Einlagerung der Zellulose und das Protoplasma zieht sich dann aus den Stacheln zurück. In ähnlicher Weise ist auch die Ausbildung von Stacheln und Fortsätzen der negativen Zellen der konjugaten Algen von Hauptfleisch und Lüdkemüller beobachtet worden.

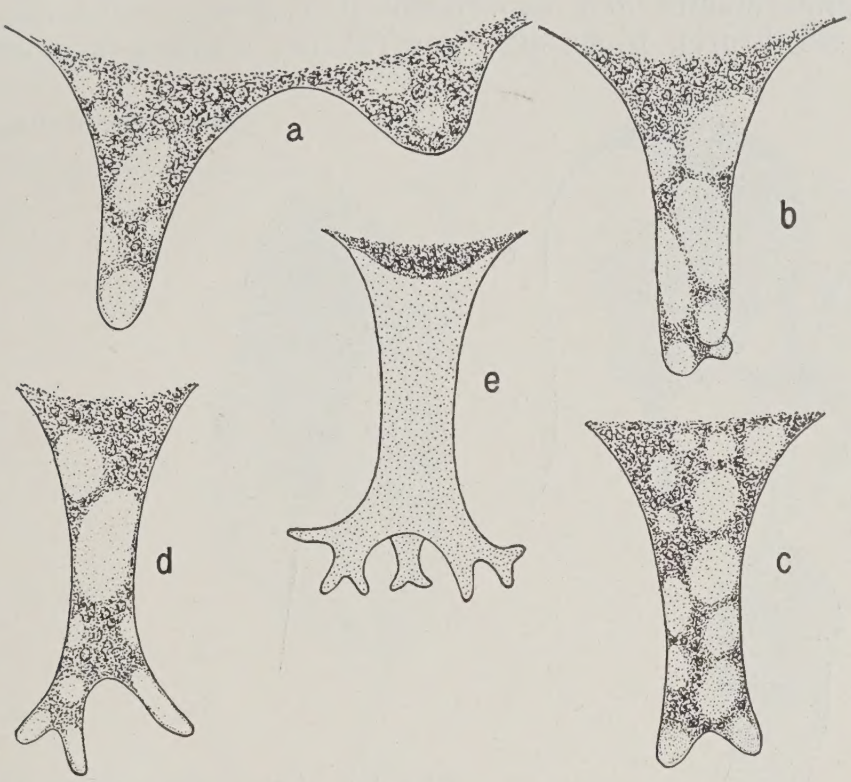


Abb. 65. Entwicklung der Stacheln von *Staurastrum hirsutum* Ehrenberg. a die ersten Aussackungen, b—d Bildung der Endverzweigung, e celluloseerfüllte fertige Zygotenstachel. Vergr. 2400. Nach Klug, 1923.

B. Innere statische Organellen.

Viele freibewegliche Zellen, ein großer Teil der Protozoen und die Spermien der Metazoen, besitzen eine nackte plasmatische Oberfläche — wie ihr Verhalten zur Außenwelt deutlich beweist — und zeigen trotzdem eine oft erheblich von der Kugel- oder Rotationsfigur abweichende Form. Dasselbe gilt auch für viele Zellen, die in zellulärem Verband vielzelliger Organismen sich finden, wie z. B. die oft meterlangen dünnen Nervenfortsätze, viele Muskelzellen usw., deren Form in keiner Weise sich aus den gegenseitigen Zug- und Druckverhältnissen der Zellen untereinander ableiten läßt. Es ist das Verdienst des russischen Zoologen Koltzoff, gerade für solche nackte Zellen das Formproblem mit allen seinen Konsequenzen aufgestellt und durch eine Reihe von Untersuchungen weitgehend geklärt zu haben. Die Hauptuntersuchungsobjekte bildeten dabei die Spermien von Metazoen, doch hat er auch gewisse Muskelzellen in mustergültiger Weise analysiert.

Sein Schluß war folgender: Weist eine Zelle von mehr oder minder flüssigem Aggregatzustand und nackter Oberfläche eine kon-

stante, von der Kugel erheblich abweichende Gestalt auf, ohne irgendwelche äußere Hüll- oder Schalenbildung, so müssen innere formbildende Elemente, deutliche Skelette oder aber plasmatische, im Gelzustand befindliche fibrilläre Skelettelemente vorhanden sein, die dem Flüssigkeitstropfen nach Art der bekannten Plateauschen Drahtfiguren seine spezifische Gestalt verleihen. Koltzoff hat vor allem die tierischen Spermien, speziell Spermienköpfe, auf Fibrillärstrukturen hin untersucht und einerseits direkt neuartige Elemente histologisch nachgewiesen, andererseits den experimentellen Beweis erbracht, daß den fibrillären Strukturen nicht eine kontraktile, sondern nur eine statische, formbildende Funktion zukommt. Koltzoff selbst hat seine Befunde auch auf Protozoen ausgedehnt, und sie wurden hier von anderen Forschern bestätigt. Ehe wir die komplizierteren Verhältnisse an tierischen Spermien betrachten, seien daher zunächst einige einfachere Beispiele an **Protozoen** erörtert.

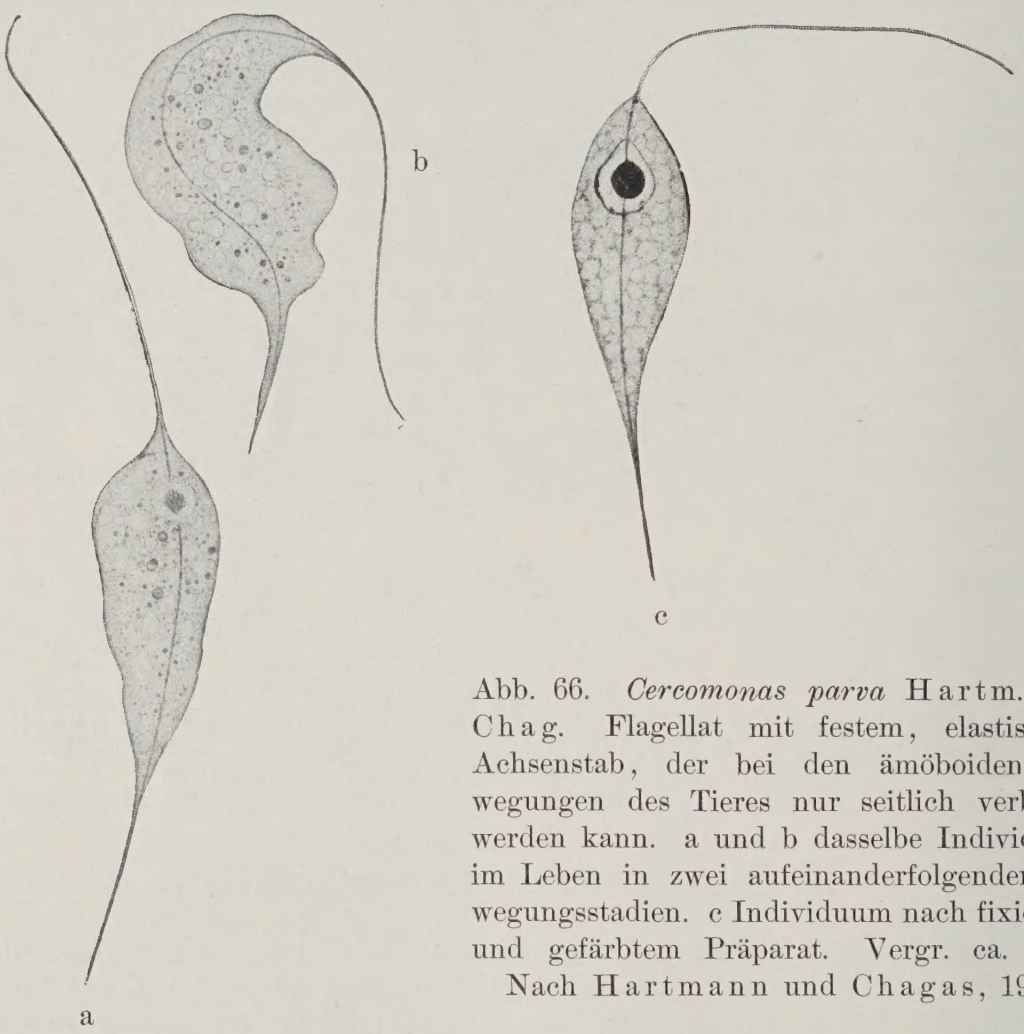


Abb. 66. *Cercomonas parva* Hartm. und Chag. Flagellat mit festem, elastischem Achsenstab, der bei den ämöboiden Bewegungen des Tieres nur seitlich verbogen werden kann. a und b dasselbe Individuum im Leben in zwei aufeinanderfolgenden Bewegungsstadien. c Individuum nach fixiertem und gefärbtem Präparat. Vergr. ca. 2800. Nach Hartmann und Chagas, 1910.

Wohl der einfachste Fall einer formbildenden Gelfibrille findet sich bei dem Flagellat *Cercomonas parva* (Abb. 66). Hier zieht vom Kern aus eine einfache Fibrille durch den völlig nackten, ämöboid veränderlichen Zelleib, der dadurch zu einer Spitze ausgezogen wird. Bei diesem Organismus kann man sich sehr leicht von der festen elastischen, also nicht kontraktilen Natur des Achsenstabes überzeugen. Zeichnet man ein und dasselbe Individuum bei starker ämöboider Veränderung in den verschiedensten Kontraktionsstadien, in-

dem man den Achsenstab mit dem Abbeschen Zeichenapparat einzeichnet, und mißt dann die Länge desselben, so ergibt sich, daß er selbst auf dem Stadium höchster Kontraktion des ganzen Tieres stets die gleiche Länge aufweist (Abb. 66a und b). Der Stab kann mithin nicht kontraktil sein.

Bei den Trichomonaden, deren Oberfläche zwar eine feine Pellicula besitzt, aber gleichzeitig noch amöboider Veränderung fähig ist, findet

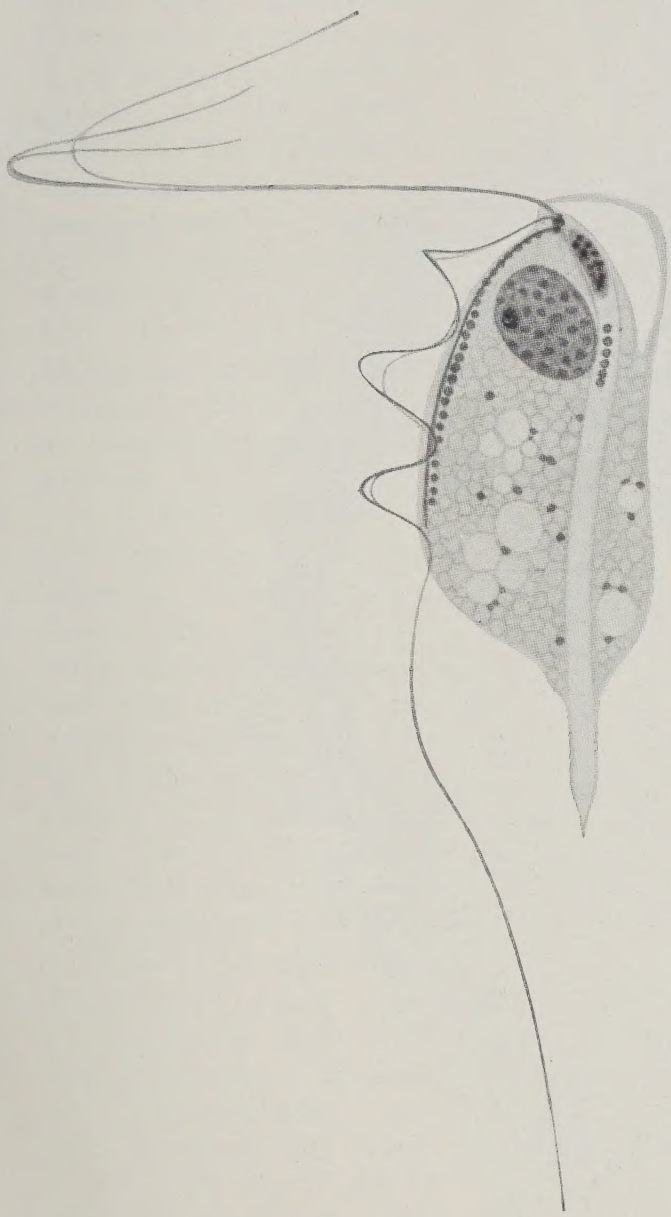


Abb. 67.

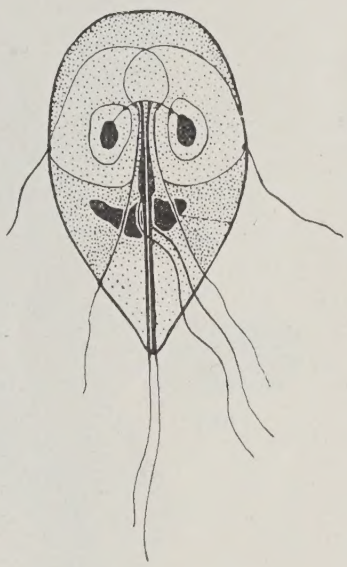


Abb. 68. *Lamblia intestinalis.* Flagellat mit kompliziertem, formbestimmendem Fibrillensystem. Vergr. ca. 2500. Nach Bensen.

Abb. 67. *Trichomonas angusta* Alex. Flagellat mit röhrenförmigem Achsenstab. Vergr. ca. 3000. Original von Dr. Bělař.

sich ein röhrenförmiger Achsenstab, der von dem Basalkörper der Geißeln ausgeht, dazu kommen hier noch weitere Stützfibrillen an der Basis der sogenannten undulierenden Membran (Abb. 67). Die bizarre Gestalt des Dünndarmflagellaten *Lamblia* (Abb. 68) ist durch ein ganzes System von Fibrillen bedingt, wie die Abbildung zeigt. Würde man sich aus feinstem Draht ein derartiges Fibrillensystem herstellen und in eine benetzende visköse Flüssigkeit tauchen, so würde der flüssige Tropfen vermutlich die Gestalt dieses Flagellats annehmen.

Die kompliziertesten Fibrillensysteme mit statischen Funktionen treffen wir bei den Infusorien. Ein kaum entwirrbares System von sich

kreuzenden Fibrillen findet sich bei den Infusorien des Wiederkäuermagens. Bei manchen Arten sind Fibrillen vorhanden, die den Kern umgreifen und Mund und After stützen (Abb. 69). Auch die langen stachelartigen Fortsätze, die den Ophryoscolex-Arten ihr groteskes Aussehen verleihen, verdanken ihre Form neben der derben durch Kieselsäure verfestigten Pellicula besonderen inneren Gelfibrillen, Achsen-

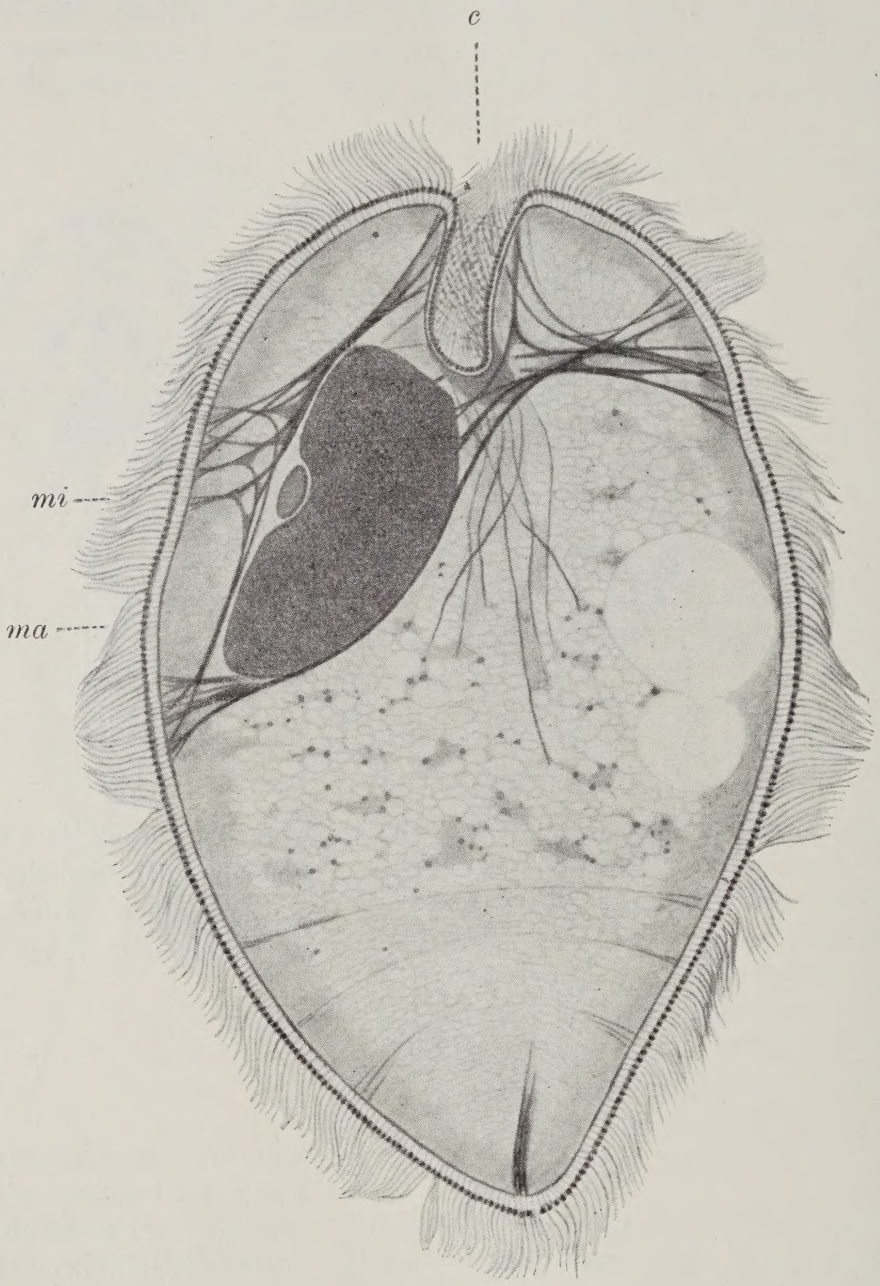


Abb. 69. *Isotricha prostoma.* Infusor mit kompliziertem Stützapparat am Schlund und um die Kerne, Längsschnitt. *c* Zellmund, *ma* Makronucleus, *mi* Mikronucleus. Vergr. 1000. Original von Dr. Bělař.

stäben, die wohl primär für die Entstehung derartiger Stacheln verantwortlich zu machen sind (Abb. 70). Alle diese fibrillären Strukturen der Protozoen wurden und werden zum Teil noch heute als kontraktile, teilweise sogar als nervöse Fibrillen beschrieben. Außer der statischen ist aber bisher keine Funktion für diese Gebilde erwiesen.

Ebenso kompliziert liegen die Verhältnisse bei den tierischen **Spermien.** Mittels dreier Methoden hat hier Koltzoff den Nachweis

eines Innenskelettes und die statische Funktion desselben aufgezeigt: 1. durch osmotische Versuche, 2. durch Quellung und 3. durch Mazeration. Und zwar wurde dieser Nachweis sowohl für die typischen flagellatenförmigen Spermien wie für die absonderlichen Krebsspermien geführt. Wir schildern zuerst die Ergebnisse an den flagellatenförmigen Spermien, deren fibrilläre Strukturen im Schwanz zwar schon länger bekannt, aber irrtümlicherweise als kontraktile Elemente gedeutet waren, während die fibrillären statischen Elemente der langgestreckten, häufig spiralig gedrehten Spermienköpfe erst mittels der Koltzoffschen Methoden nachgewiesen wurden. Wir beginnen mit den osmotischen Versuchen.

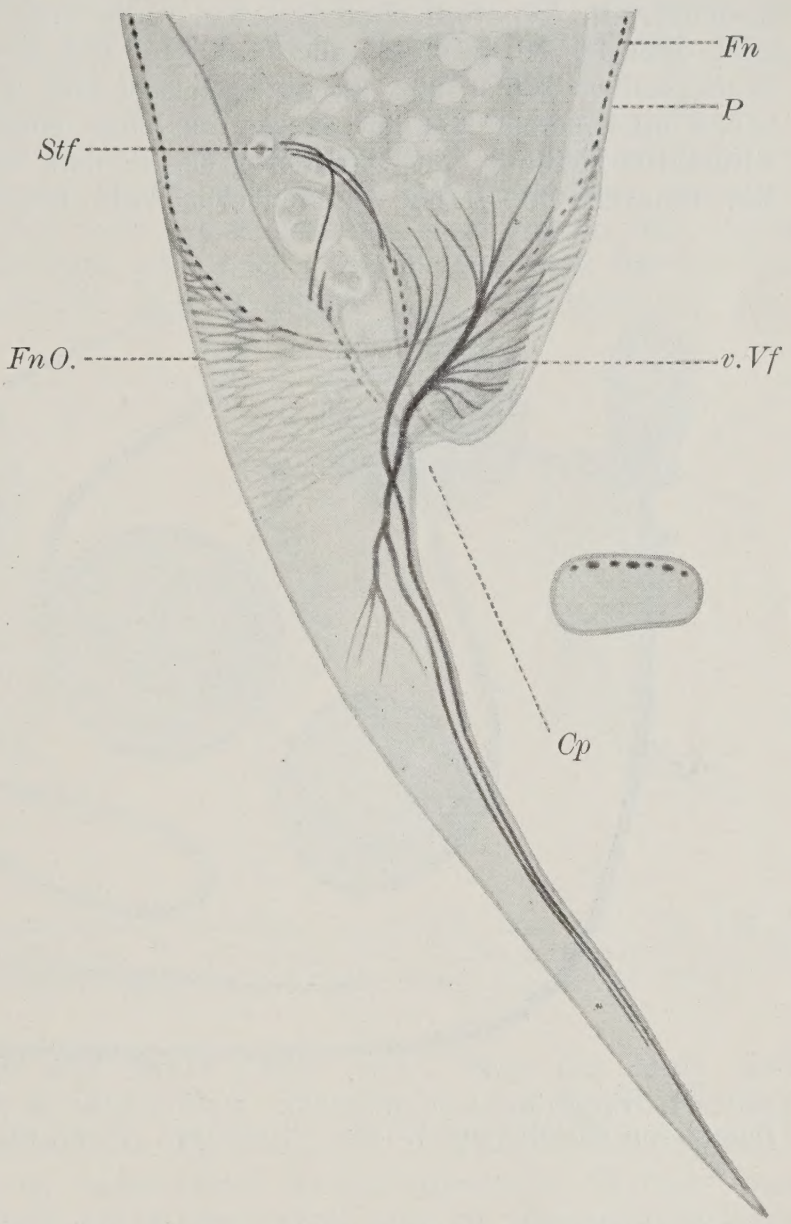


Abb. 70. *Diplodinium ecaudatum.* Hinterende mit Stützfibrillen, Längsschnitt. *Cp* Zellafter, *Fn* Fibrillennetz, *Fn.O* Fibrillennetz, Oberflächenansicht, *v. Vf* ventrale Verbindungsfibrillen, *Stf* Stützfibrillen, *P* Pellicula. Daneben Querschnitt durch den Schwanzstachel mit den Stützfibrillen. Vergr. ca. 1600. Original von Dr. Bělař.

1. Bei Überführung von Spermien in hypotonische Flüssigkeit — destilliertes Wasser — bläht sich die Samenzelle auf und sucht Kugelgestalt anzunehmen. Dabei löst sich oft die äußere Plasmahaut von dem inneren Skelett ab, während die Pflanzenzelle umgekehrt in hypertonischen Lösungen durch Zusammenziehung des Protoplasmas sich von dem äußeren Skelett, der Zellmembran, loslöst, plasmolysiert wird. Koltzoff nennt daher diese Loslösung des Protoplasmas tierischer Zellen in hypotonischen Lösungen ebenfalls Plasmolyse, weil sie der Plasmolyse im eigentlichen Sinne des Wortes entspricht. Setzt man dagegen nackte tierische Zellen mit Innenskeletten der Wirkung hypertonischer Lösungen aus, so werden hier oft die festen Gebilde wie Rippen auf einem abgemagerten Wirbeltierkörper deutlich. Die Abb. 71 zeigt die Wirkung hypotonischer Lösung auf *Anodonta*-Spermien. In der Teilfigur a ist ein reifes normales lebendes Spermium abgebildet. Wir sehen einen ovalen zusammengepreßten Kopf, hinter ihm vier bis

fünf Hals- oder Schwanzkörperchen und eine Geißel mit ihrem Endstück. Nach Zufügung einiger Tropfen destillierten Wassers verändert sich die Gestalt aller Spermien, indem ihr Volumen, besonders das des Kopfes, sich bedeutend vergrößert (s. Abb. 71 b—d). Durch diesen Versuch ist das Vorhandensein einer feinen Plasmahaut bewiesen, welche als eine dünne ununterbrochene Schicht die Oberfläche des Spermiums bedeckt. In hypotonischer Lösung bildet sich zwischen der Plasmahaut und dem festen Skelett eine Vakuole, indem die Plasmahaut sich von dem Skelett ablöst und zu einer Kugel sich aufbläht. Gewöhnlich entsteht eine solche Kugel zuerst um den Kopf herum und wird dann allmählich größer, bis schließlich auch das Skelett des Schwanzes auf der inneren Oberfläche in mehreren Windungen zusammenrollt und das

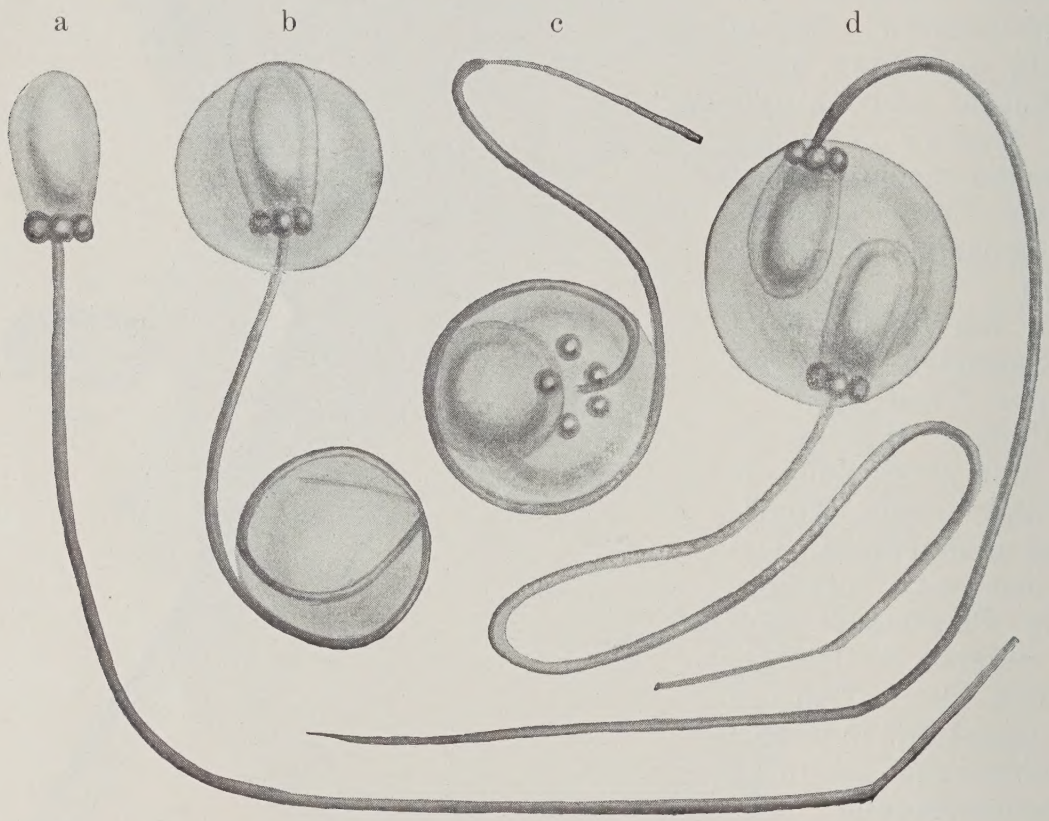


Abb. 71. Spermium von *Anodonta*. a reifes lebendes Spermium, b—d dasselbe nach Zusatz von destilliertem Wasser, Plasmolyse. Vergr. ca. 4000. Nach Koltzoff, 1908.

ganze Spermium kugelig wird. Steigt der Turgor zu hoch, dann platzt die Plasmahaut und das Spermium geht wieder zur Normalgestalt zurück. Auch wenn man es rechtzeitig wieder in eine isotonische Lösung zurückbringt, kann die ursprüngliche Gestalt, wenn auch nicht so vollkommen, wieder erreicht werden, während bei Krebsspermien die Reversibilität der plasmolytischen Reaktion eine vollkommene ist. Da zuweilen (Abb. 71 b) gleichzeitig zwei unabhängige Vakuolen an den Spermien auftreten, so ergibt sich, daß die semipermeable Haut die ganze Oberfläche des Spermiums, einschließlich des Schwanzes, bedeckt. Diese semipermeable Plasmahaut ist flüssig und entbehrt jeglichen eigenen festen Skelettes. Es kommt nämlich oft vor, daß zwei Vakuolen von zwei verschiedenen Spermien während des Versuchs zusammenstoßen; in diesem Falle können sie zusammenfließen, und so entsteht eine große kugelige Vakuole mit einer gemeinsamen Plasmahaut (Abb. 71 d).

Diese plasmolytischen Erscheinungen, die mehr oder weniger bei allen tierischen Spermien zu beobachten sind, zeigen, daß die tierischen Spermien eine äußere, semipermeable Protoplasmahaut und ein inneres Skelett besitzen. Das Skelett des Spermiumkopfes kann bei osmotischen Versuchen nur selten, so bei *Helix* und Turbellarien, und zwar am besten in hypertonischen Lösungen in Gestalt von einem oder mehreren Spiralfäden, welche den Kopf in engen Spiralwindungen umziehen, zur Darstellung gebracht werden. Meistens ist es aber nötig, die Spermien zu färben, was am besten mit dem Biondigemisch gelingt. „Das Skelett besteht gewöhnlich: 1. aus einem Längsfaden, welcher im Perforatorium beginnt und unter der Oberfläche des Kopfes geradlinig oder in weiteren Spiralwindungen zum Halsstück absteigt, und 2. aus einer oder mehreren parallelen Spiralfasern mit engen Spiralwindungen. Die Spirale gibt dem Chromatintropfen die Gestalt einer Säule, der Längsfaden aber bestimmt die zylinderartige oder

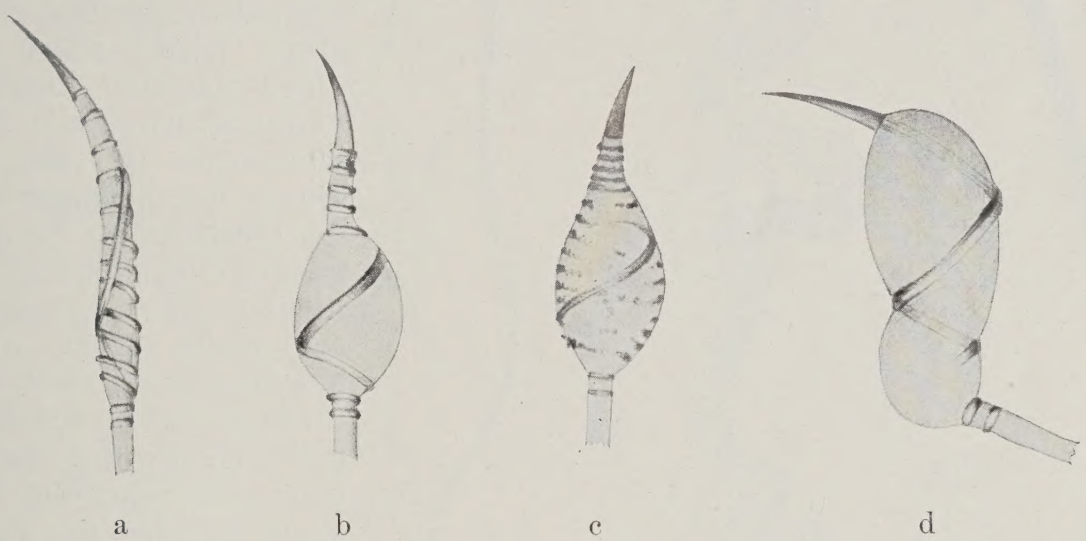


Abb. 72. Spermiumköpfe von *Coronella austriaca*. a normal, man sieht den Längsfaden und den spiraligen Stützfaden. b—d verschiedene Quellungszustände mit teilweiser Zerstörung des Spiralfadens. Vergr. 3500. Nach Koltzoff, 1908.

schraubenförmige Gestalt der Säule (Abb. 72a). Was das Hals- und Schwanzskelette betrifft, so waren hier schon längst faserige Strukturen bekannt, von welchen die meisten die Rolle von Skelettgebilden spielen."

2. Daß diese Fasern tatsächlich formbestimmende Skelette und nicht kontraktile Strukturen sind, ergaben Versuche über die Wirkung von Quellung. Die Spermienköpfe quellen unter Einwirkung verschiedener Reagentien, z. B. fast aller Säuren und Alkalien, sauren Lösungen von Anilinfarbstoffen, verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten usw. „Beim Quellungsprozeß wird der Turgor des Chromatintropfens so stark, daß einige Skelettfasern wie Reifen auf einem überfüllten Faß springen und der Spermiumkopf jetzt nur durch intakt gebliebene Skelettgebilde zurückgehalten wird, eine vollkommen kugelige Form anzunehmen." Auf der Abb. 72a—d sind Spermien von einer Schlange (*Coronella austriaca*) in verschiedenen Quellungsgraden abgebildet. Abb. 65a stellt den Spermiumkopf im normalen Zustande dar. „Man sieht, daß der Kopf nicht zylindrisch ist, sondern in einer leichten schraubigen Windung von etwa $^3/_4$ Umgängen gewunden ist. Dementsprechend macht auch der Längsfaden eine ebensolche Windung; die

Spirale mit mehreren engen Umgängen, das Perforatorium und zwei Zentralkörperringe sind auch vorhanden. Im Anfangsstadium der Quellung bricht gewöhnlich die enggewundene Spirale teilweise auseinander, und an der Stelle, wo die Spirale geplatzt ist, dehnt sich der flüssige Chromatingehalt zu einer Blase aus; der intakt gebliebene feste Längsfaden aber erlaubt dem Chromatintropfen nicht kugelige Gestalt anzunehmen. In dem Falle dagegen, daß auch der Längsfaden teilweise zerstört wird, sehen wir einen schönen kugeligen Chromatintropfen. Noch lehrreicher ist Abb. 72 d. Durch den höchsten Grad der Quellung ist die ganze enggewundene Spirale vernichtet, der Längsfaden aber bleibt intakt. Jeder, der diese Figur sieht, kann ihr keine andere Erklärung geben als die, daß hier nur eine feste Faser den flüssigen Tropfen die Kugelgestalt anzunehmen verhindert.“ Eine schraubenförmige Gestalt des Spermiumkopfes kann, wie Koltzoff ebenfalls gezeigt hat, das Resultat einer verschiedenen Länge von zwei- und mehrspiraligen Skelettfasern sein. Das ist z. B. bei den Spermienköpfen von *Paludina vivipera* der Fall.

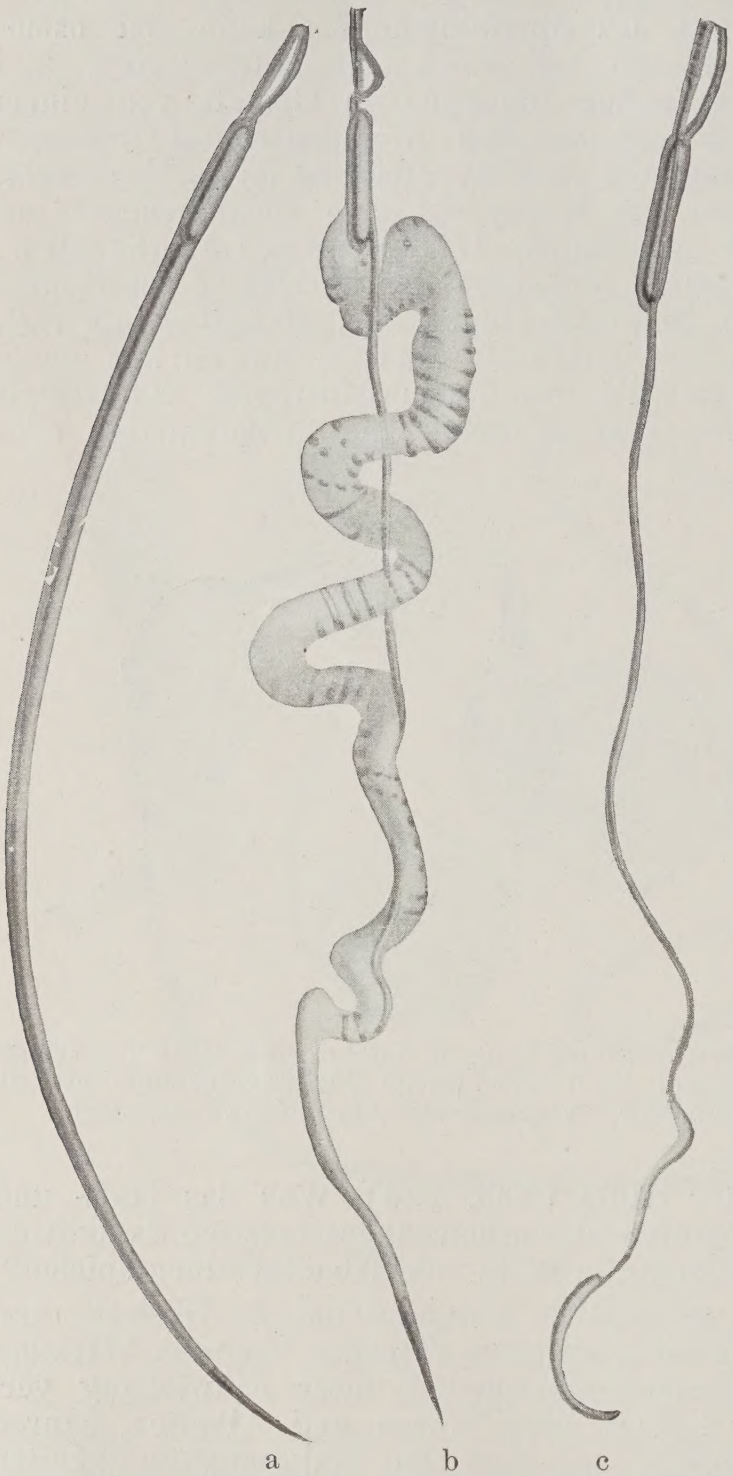


Abb. 73. Spermium von *Siredon pisciformis*. a gefärbt mit Biondi. b dasselbe mit starkem Biondigemisch gefärbt, stark verquollen. c dasselbe, isoliertes Skelett nach Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure und 35-proz. Kalilauge. Vergr. ca. 1500. Nach Koltzoff, 1908.

3. Ballowitz hatte schon durch Mazerationsverfahren gezeigt, daß sich in den Spermienschwänzen fibrilläre Strukturen nachweisen lassen. Von diesen Versuchen ausgehend, hat Koltzoff mit stärkeren Reagentien, Säuren und Alkalien, Mazerationsversuche an Spermien ausgeführt, und es gelang, mit dieser Methode in vielen Fällen sehr rasch feine Spermienskelette herauszupräparieren. In der Abb. 73 ist ein solcher Versuch wiedergegeben an Spermien des Molches *Siredon pisciformis*.

Teilfig. a zeigt ein normales, mit Biondilösung gefärbtes Spermium mit Kopf und vorderem Schwanzteil. Das Spermium in Teilfig. b, das durch starke Biondilösung zur Quellung gebracht ist, stellt zwei Skelettfäden des Kopfes dar, die dem von *Coronella* entsprechen. Der stark gequollene Kopf hat sich zum Teil von dem Längsfaden abgetrennt. In verdünnten KOH-Lösungen löst sich nach vorheriger Quellung das Chromatin völlig auf, dagegen bleiben die Spiralfaden, wie der Längsfaden, Hals und die beiden Geißelfäden bestehen. Diese (Abb. 73 c) bleiben auch in stärkeren Ätzlösungen und verdünnten Mineralsäuren erhalten. Erst konzentrierte Säuren lösen die spiralige Kopfmembran

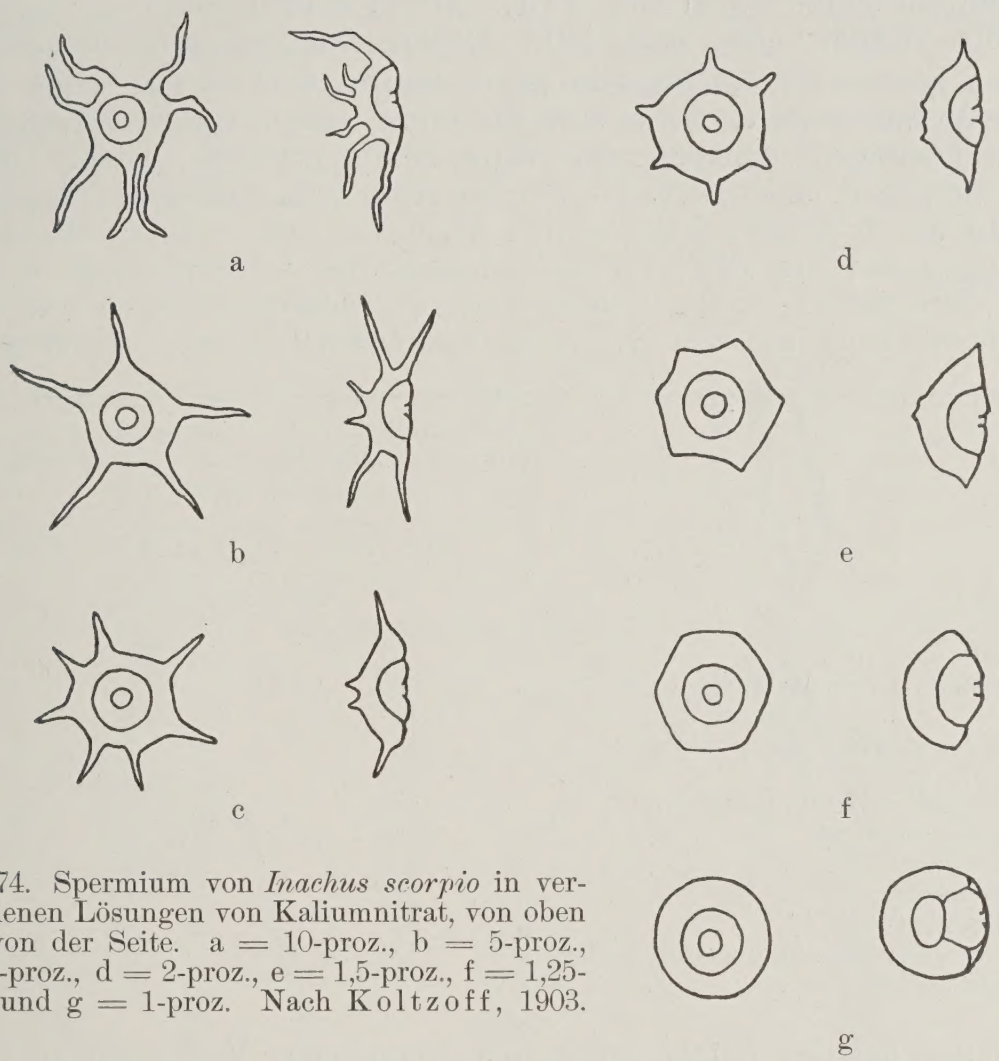


Abb. 74. Spermium von *Inachus scorpio* in verschiedenen Lösungen von Kaliumnitrat, von oben und von der Seite. a = 10-proz., b = 5-proz., c = 3-proz., d = 2-proz., e = 1,5-proz., f = 1,25-proz. und g = 1-proz. Nach Koltzoff, 1903.

auf, während andere Teile des Spermiumskelettes ohne merkliche Veränderung selbst in rauchenden Mineralsäuren unversehrt bleiben (Teilfigur c) und erst beim Kochen in Säuren und Alkalien gelöst werden.

Noch eindringlicher als an den fadenförmigen Spermien läßt sich die Richtigkeit des Koltzoffschen Prinzips an den meist durch absonderliche Gestalt ausgezeichneten Spermien der Decapoden zeigen. So sind z. B. die osmotischen Versuche an den Spermien von *Inachus scorpio*, die mit zwei Kränzen von Fortsätzen an dem sonst flachkugeligen Körper ausgestaltet sind, durch ein sehr rasches Eintreten und eine völlige Reversibilität der Plasmolyse gekennzeichnet. Behandelt man diese Spermien mit 10-, 5-, 3-, 1,5-, 1,25- und 1-proz. Kalisalpeterlösung, so verändern sich die Spermien, wie die beigefügten Figuren (Abb. 74) zeigen, bei Abnehmen der Konzentra-

tion in drei verschiedenen Richtungen: „1. werden die Fortsätze immer kürzer, um in der 1-proz. Lösung bis auf die letzte Spur zu verschwinden; 2. nähert sich das Spermium immer mehr der Kugelform, welche es in der 1-proz. Lösung erreicht; 3. wächst die Größe der Zelle stetig, was insbesondere durch Vergleichen der Seitenansichten festzustellen ist."

„Zwei dieser 6 Stadien sind besonders charakteristisch, nämlich die Wirkung der 2- und 1-proz. Lösung. In letzterer wird das Spermium ganz kugelig (Abb. 74g), in ersterer treten zuletzt (oder wenn wir umgekehrt mit dünneren Lösungen beginnen zuerst) kurze, aber ganz deutliche Fortsätze auf (Abb. 74d). Diese beiden Stadien sind daher auch für vergleichende osmotische Untersuchungen am wertvollsten."

Von besonderer Wichtigkeit ist es nun, daß Koltzoff auch durch weitere Versuche gezeigt hat, daß die mit 2- resp. 1-proz. KNO_3 isotonischen Lösungen sämtlicher geprüfter Stoffe stets die beiden gleichen Stadien ergeben haben, wie sie in den Abb. 74d und g wiedergegeben sind. In der folgenden Tabelle sind diese Versuche von Koltzoff zusammengestellt; die Zifferreihen bedeuten die Konzentration der Lösungen, die mit 1- resp. 2-proz. Lösung isosmotisch sind und dabei dieselbe Wirkung auf die Spermien von *Inachus scorpio* ausüben.

	Konzentration der Lösung (in Proz.), in welcher die Spermien von *Inachus scorpio* die Gestalt der	
	Abb. 74g	und Abb. 74d
	annehmen:	
Chlornatrium	0,6	1,2
Salpetersaures Natrium	0,85	1,7
„ Kalium	1	2
Schwefelsaures Ammonium	1	2
Glyzerin	1,4	2,8
Oxalsaures Kalium (krist.)	1,4	2,8
Trikaliumcitrat	1,8	3,7
Oxalsäure	1,9	3,8
Weinsäure	2,2	4,5
Zitronensäure	3,1	6,2
Schwefelsaures Magnesium (krist.)	4,7	7,4
Rohrzucker	5	10

Konnte bei den früher erwähnten osmotischen Versuchen an fadenförmigen Spermienköpfen noch ein Zweifel auftauchen, ob die zutage tretenden Erscheinungen tatsächlich auf Osmose beruhen, so kann nach den eben mitgeteilten Resultaten der Beweis als gesichert gelten, daß wir es hier mit einem echten osmotischen Vorgang zu tun haben. Auch die rasche Reaktion und die völlige Reversibilität des Vorgangs (im Verlaufe einer Stunde hat Koltzoff unter dem Deckglase ein und dasselbe Spermium mit zwanzig verschiedenen Lösungen nacheinander behandelt und die ersten Reaktionen wie die letzten ebenso rasch und sicher verlaufen sehen) sprechen deutlich in diesem Sinne.

Wie bei den Spermien vom gewöhnlichen langgestreckten Typus handelt es sich auch hier um nackte Zellen mit semipermeabler Membran und die bizarre Gestalt ist durch unter der Plasmahaut befindliche, spiralig aufgerollte feste Fibrillen bedingt, die, wie z. B. bei den ähnlich

gebauten Spermien der verwandten *Dromia vulgaris*, die nur 1—3 Fortsätze besitzen, besonders deutlich hervortreten (Abb. 75).

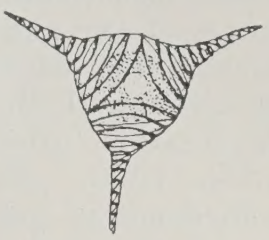


Abb. 75. Spermium von *Dromia vulgaris*. Nach Koltzoff, 1903.

Daß wir es wirklich mit Spiralfäden zu tun haben, konnte auch hier durch Mazerationsversuche erwiesen werden, bei welchen die Spiralen frei zu liegen kommen. Mit diesem Verfahren konnten die Spiralfäden auch bei solchen Arten, bei denen sie frisch nicht zu sehen sind — so bei unserer obigen Form *Inachus scorpio* — nachgewiesen werden. Auch die absonderliche Gestalt der Spermien der langschwänzigen Krebse können in ähnlicher Weise statisch völlig analysiert werden. Die Abb. 76 a zeigt das Spermium von *Galathea squamifera*. Wir sehen hier dieselben drei Abteilungen wie bei *Inachus scorpio*: 1. den Kopf, welcher eine komplizierte schraubenförmige Gestalt hat; 2. den Hals mit dem proximalen Zentralkörper und den drei langen Fortsätzen

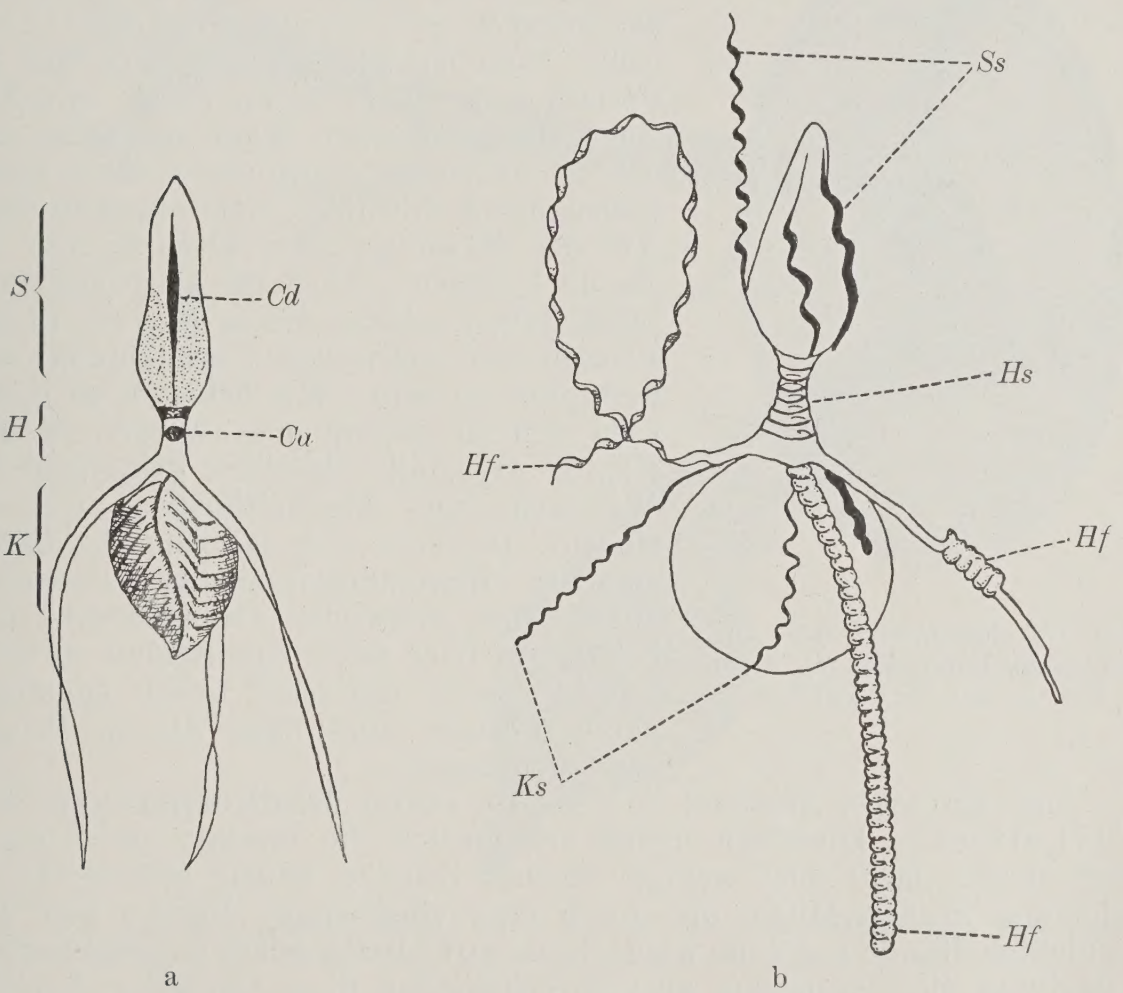


Abb. 76. Spermium von *Galathea squamifera*. a normal *S* Schwanz, *H* Hals, *K* Kopf, *Cd* distaler Centralkörper, *Ca* proximaler Centralkörper, b nach Mazeration *Hf* Halsfortsatz, *Hs* Halsspirale, *K* Kopfspirale, *Ss* Schwanzspirale. Nach Koltzoff, 1903.

und 3. den Schwanz, der hier zu einer Chitinkapsel umgebildet ist, mit dem distalen Zentralkörper. Diese Halsfortsätze von *Galathea* sind grundverschieden von den Kopffortsätzen bei *Inachus*. Letztere sind nämlich auch hier vorhanden in Form von drei vorspringenden Median-

kanten des Kopfes. (In der Abbildung 76a ist eine solche Mediankante des Kopfes sichtbar.) Auch diese merkwürdigen Spermien lassen sich durch osmotische Versuche in eine Kugelform überführen, und auch hier nimmt Kopf und Chitinkapsel nach Rückversetzung wieder die normale Gestalt an, dagegen können die Halsfortsätze nicht mehr ausgestreckt werden, weil sie offenbar schon durch die Osmose gestört sind. Die Mazeration offenbart auch hier eine Reihe von elastischen Fasern (Abb. 76b). „Erstens sehen wir an Stelle der Halsfortsätze drei verschiedenartig gekrümmte Spiralen *(Hf)*. Auch an den Mediankanten des Kopfes befinden sich drei Spiralen (*Ks*), außerdem aber noch eine transversale Schichtung; die wohl auf einen weiteren Spiralfaden zurückzuführen ist. Auch im Schwanz finden sich außer der ohne Zweifel festen Chitinkapsel drei elastische Spiralfäden, und der langgestreckte Hals des Spermiums ist ebenfalls durch einen besonderen formbestimmten spiraligen Faden bedingt (*Hs*)."

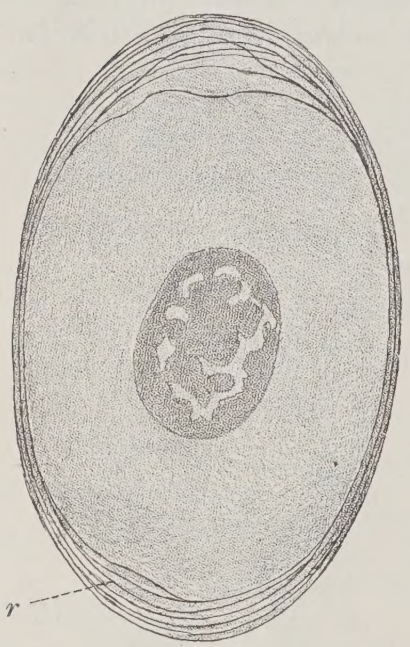


Abb. 77. Erythrocyt der Amphibien mit Randreifen (*r*). Nach Meves aus Schneider.

Die hier ausführlich mitgeteilten Beobachtungen und Versuche von Koltzoff haben wohl mit Sicherheit gezeigt, daß die tierischen Spermien nackte Zellen mit flüssiger semipermeabler Wand darstellen und daß die oft so absonderlichen Formen dieser Zellen durch fibrilläre innere Skelette nach Art der Plateauschen Drahtfiguren zustande kommen. Auch bei sonstigen tierischen Zellen scheint dieses Koltzoffsche Prinzip der statischen Formbildung weit verbreitet zu sein. Wir haben es an Protozoen kennen gelernt und werden in dem Kapitel Dynamik dieselben Prinzipien bei Wimpern- und Muskelfibrillen nochmals finden. Ist doch der mechanische Effekt mancher Bewegungsorganellen wesentlich durch ihre statische Organisation mitbestimmt. Hier seien zum Schluß nur noch zwei Beispiele tierischer Zellen angeführt, deren Formen sich nach diesem Prinzip verstehen lassen.

Ein einfaches Beispiel bieten die **roten Blutkörperchen** der Wirbeltiere. Dieselben haben bekanntlich die Gestalt einer ovalen oder runden, mehr oder weniger flachen Scheibe, häufig eine merkliche Erhöhung in der Mitte, die durch eine ringförmige Furche von dem verdickten Rande getrennt wird. Koltzoff hatte schon in seiner ersten Mitteilung die Vermutung ausgesprochen, daß diese Gestalt sich leicht erklären ließe, wenn man als festes Skelett ringförmige Reifen annehme. Solche fibrillären Ringe hat denn auch Meves nachgewiesen und eingehend gezeigt, daß die Form der roten Blutkörperchen sich wirklich erklären läßt, wenn wir sie als auf Reife aufgespannte und abgeflachte Flüssigkeitstropfen auffassen, in deren Mitte ein festeres Korn, der Kern, eingeschlossen ist (Abb. 77).

Als letztes Beispiel seien die **Nervenzellen** erwähnt. Hier wurden von Koltzoff und Goldschmidt die Nervenfibrillen Apathys Bethes und anderer Forscher als die formativen Gebilde der oft

meterlangen Nerven angesprochen. Gegen diese Auffassung hat zwar Bethe sehr energischen Widerspruch erhoben, vor allem deshalb, weil nach Bethe diese Fibrillen bei den meisten Tieren ganz intrazellular verlaufen sollen. Die hier wiedergegebene Abb. 78 nach Bethe zeigt zwar deutlich, daß die Nervenfibrillen auf größere Strecken die Oberfläche der Nervenzellen oder ihrer Ausläufer berühren. Sie könnten daher wohl den

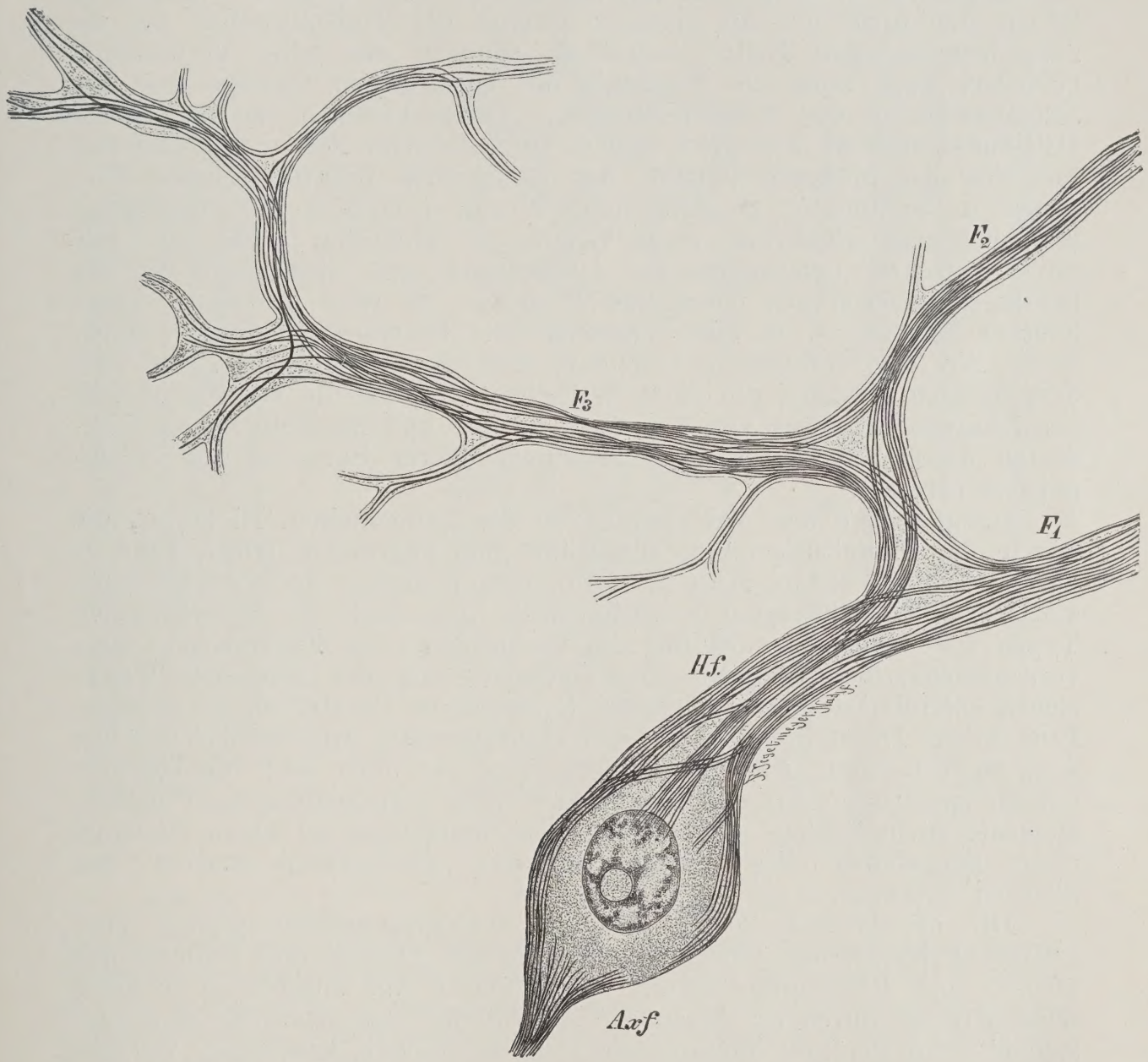


Abb. 78. Purkinjesche Zelle vom Hunde mit Nervenfibrillen. *Axf* Axon, *Hf* Stammfortsatz der dendritischen Auszweigungen ($F_1 - F_3$). Nach Bethe, 1897, aus Heidenhain.

Forderungen Koltzoffs genügen. In anderen Fällen trifft das aber scheinbar nicht zu. Es muß daher hervorgehoben werden, daß, solange eine experimentelle Untersuchung dieser Zellen mit den Koltzoffschen Methoden nicht vorliegt, über die formative Funktion der Fibrillen noch nichts mit Sicherheit ausgesagt werden kann und daß in diesem Falle der Deutung heute nur ein hypothetischer Wert zukommt.

C. Die Statik komplexer vielzelliger Systeme.

Die bisher erörterten statischen Verhältnisse der einzelnen Zellen vermögen natürlicherweise noch kein volles Verständnis der Statik der komplizierteren vielzelligen Tiere und Pflanzen zu geben. Denn die eigentümlichen Leistungen komplizierterer vielzelliger Organismen lassen sich nicht nur als einfache Summe der Teilfunktionen der sie zusammensetzenden Zellen verstehen, sondern das volle Verständnis erfordert auch noch die Kenntnis der spezifischen Gesetze des Zusammenwirkens der Einzelleistungen. Dazu kommen vielfach noch Hilfsfunktionen physiologisch anders spezialisierter Zellen und Gewebe, und erst das Zusammenwirken der verschieden funktionierenden Elemente in bestimmter gesetzmäßiger Weise ermöglicht eine bestimmte physiologische Funktion eines komplexen Gebildes. Wie für alle physiologischen Leistungen der Organismen gilt dies auch für die Statik der vielzelligen Tiere und Pflanzen. So wird die Statik einer höheren Pflanze, z. B. eines Stengels oder Stammes, durch die spezifische Art der Verbindung besonders statisch ausgebildeter Zellen mit dem übrigen Gewebe, die eines Wirbeltieres durch die spezifische Art des Zusammenwirkens von Knochen, Sehnen und Muskeln, die der Insekten durch die besondere Anordnung äußerer Skelette, des Chitinpanzers erreicht.

Entsprechend der Auffassung von der „allgemeinen Biologie", die wir in der Einleitung näher ausgeführt und begründet haben, kann es natürlich nicht unsere Aufgabe sein, nach Kenntnis der verschiedenen statischen Einrichtungen der Einzelzelle nun auch die verschiedenen Typen (und seien es auch nur die wichtigsten) des Zusammenwirkens verschiedenartiger Elemente zur Herbeiführung der statischen Funktionen komplizierter heteroplastider Systeme zur Darstellung zu bringen. Eine solche Darstellung würde den Rahmen einer allgemeinen Biologie weit überschreiten. Auf der anderen Seite darf aber auch ein Hinweis auf die spezifische Art des Zusammenwirkens verschiedenartiger Einzelelemente nicht fehlen. Und so sei dies wenigstens an einem Beispiel näher ausgeführt. Wir wählen dazu das „mechanische System" der höheren Pflanzen.

Die oft überaus große statische Inanspruchnahme ganzer vielzelliger Pflanzen oder Pflanzenteile, wie der Stengel und Stämme auf Druck- und Biegungsfestigkeit, der Wurzeln auf Zugfestigkeit usw., wird erreicht durch die besondere Anordnung „spezifisch-mechanischer Zellen", die in ihrer Gesamtheit als Stereiden bezeichnet werden. Unter ihnen unterscheidet man wiederum Bastzellen, Sklerenchymzellen und Kollenchymzellen. Die ersteren sind langgestreckte, spindelförmige Zellformen mit zugespitzten Enden, die infolge selbständigen Spitzenwachstums ihre definitive Gestalt erlangen. Bei geringem Querdurchmesser (0,015—0,02 mm) erreichen sie die ganz bedeutende Länge von 1—2 mm, ja die Fasern von Lein können 20—40 mm, die der Brennessel bis 77 mm und die von *Boehmeria nivea* bis 220 mm lang werden. Die Zellwände, die aus reiner Zellulose bestehen, sind stark verdickt, so daß in der Regel nur ein kleiner Kanal als Lumen in der Zelle übrig bleibt (Abb. 79). Anfangs ist dieser Kanal noch mit lebendem Protoplasma erfüllt, im ausgewachsenen Zustand geht dasselbe zugrunde. Aus der Anordnung und der Form der Tüpfel

hatte man schon früher auf eine feine ultramikroskopische Struktur der Membranpartikelchen geschlossen, neuerdings ist dann in der Tat eine kristallinische Struktur in den Membranteilchen nachgewiesen. Die langen gestreckten Bastfasern schieben sich mit ihren zugespitzten Enden weit zwischen die benachbarten Schwesterzellen, wodurch große Verwachsungsflächen der einzelnen Fasern untereinander zustande kommen, die zudem in die Zugrichtung der wirkenden Kraft fallen

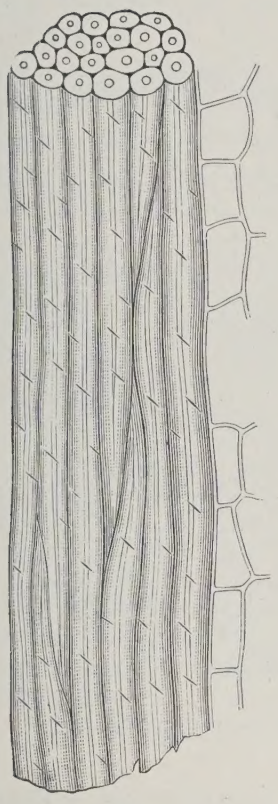


Abb. 79.

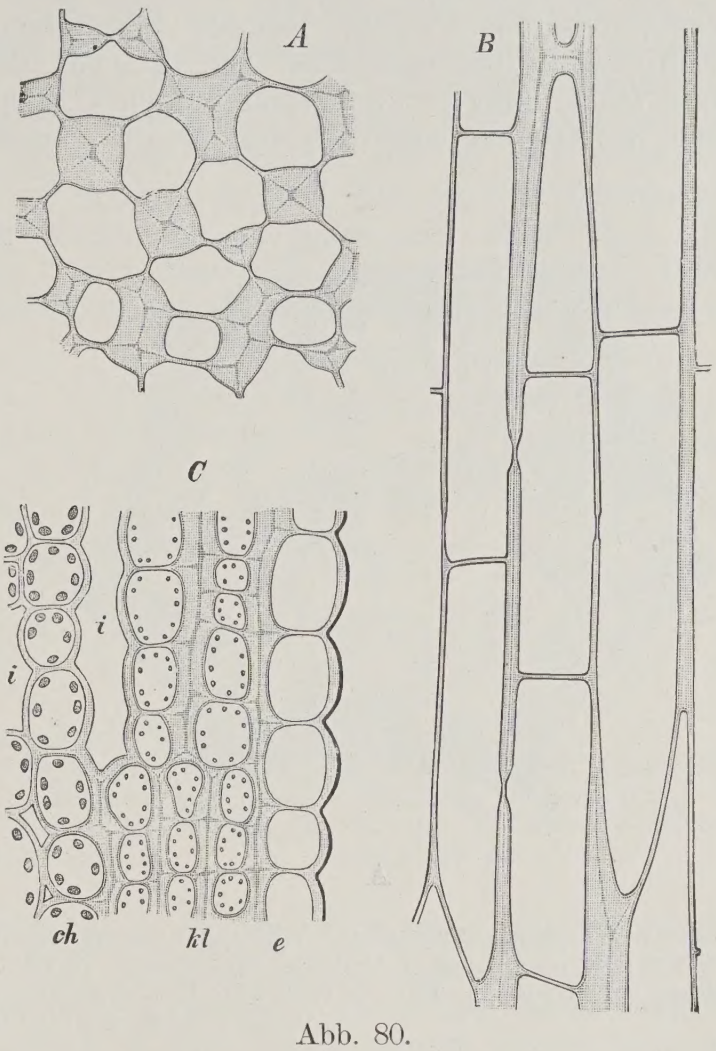


Abb. 80.

Abb. 79. Stück eines isolierten Bastfaserbündels, körperlich dargestellt in der Längsansicht und oben im Durchschnitt. Halbschematisch. Nach Tschirsch aus Rothert.

Abb. 80. A Collenchym des Blattstieles von *Salvia sclarea* im Querschnitt; B dasselbe im Längsschnitt; der Schnitt ist teils durch die dicken, teils durch die dünnen Membranpartien gegangen. C *Astrantia major*, Blattstielquerschnitt. *p* Epidermis, *kl* Plattencollenchym, *ch* Chlorenchym, *i* Interzellularen. Die winzigen Chloroplasten des Collenchyms und die größeren des Chlorenchyms sind eingetragen. Nach Haberlandt aus Rothert.

(Abb. 79). Dadurch sowie durch ihre Membran ist die große Festigkeit dieser Gewebe bedingt.

Die Sklerenchymzellen sind nicht so lang gestreckt wie die Bastzellen und können unter sich sehr verschiedene Gestalt aufweisen. Sie dienen der Pflanze meist auch nur lokalen mechanischen Zwecken. Die gleichmäßige starke Wandverdickung, sowie die Rückbildung des Protoplasten teilen sie mit den Bastfasern. Auch bei ihnen stirbt in der Regel das Plasma schließlich ab.

Die Kollenchymzellen stellen gewissermaßen eine frühere Stufe der Bast- und Sklerenchymzellen dar. Im Gegensatz zu letzteren finden wir hier die Zellmembran nur lokal verdickt, entweder an den Längskanten, in denen drei oder mehr Zellen zusammenstoßen (Abb. 80), oder aber die tangentialen Wände sind in ganzer Ausdehnung verdickt, während die radialen dünn bleiben. Erstere Ausbildung wird als Eckenkollenchym, letztere als Plattenkollenchym bezeichnet. Die Kollenchymzellen besitzen während ihres ganzen Lebens auch in der ausgewachsenen Pflanze lebende Protoplasten, die meist sogar auch Chlorophyllkörner enthalten. Sie sind vor allen Dingen das mechanische Material in jungen wachstumsfähigen Organen und Pflanzenteilen, was ohne weiteres verständlich ist, da die Bastzellen ja in der Regel kein

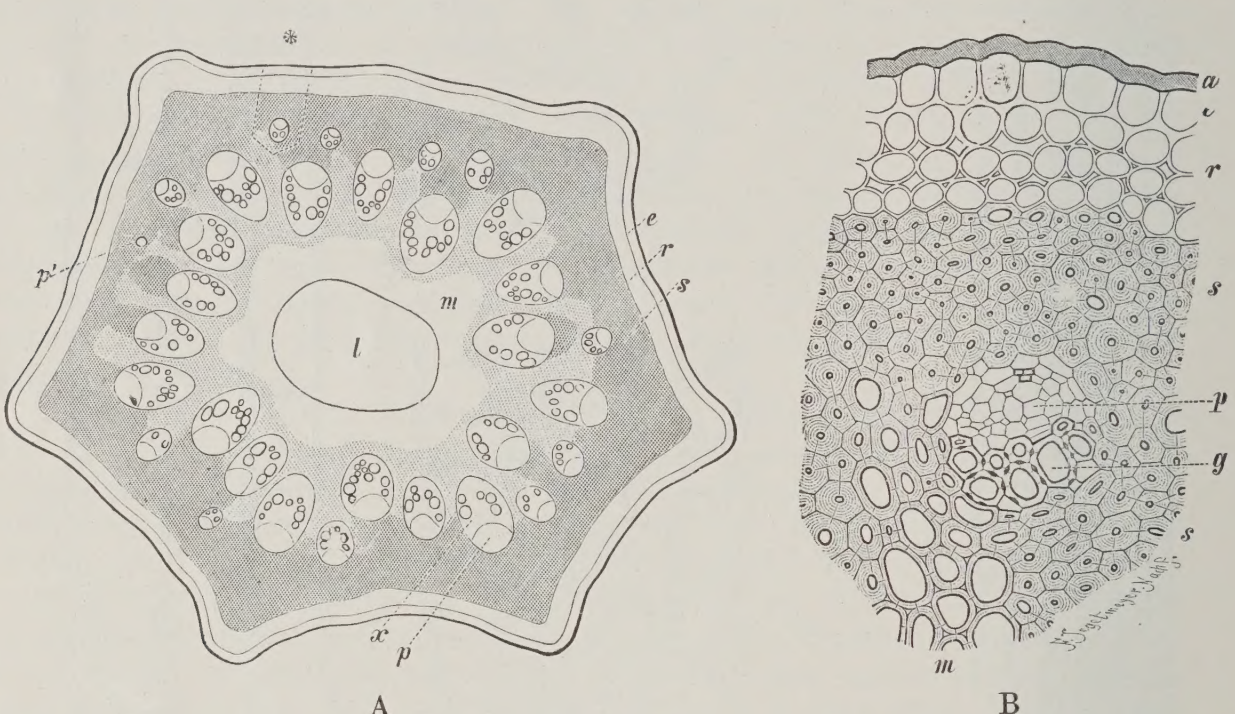


Abb. 81. *Thalictrum simplex*. A Stengelquerschnitt. Vergr. 44. *ep* Epidermis, *r* Rinde, *s* Sklerenchymzylinder, *l* zentraler Hohlraum. B Die punktiert umrandete Fig. A bei * stärker vergrößert (ca. 260). *a* verkorkte Epidermisaußenwand, *g* Tüpfelgefäße, *s* Sklerenchym. Nach Rothert.

lebendes Protoplasma besitzen und infolge ihrer allseitigen Membranverdickung auch nicht durch Wachstum gedehnt und gestreckt werden können.

Die Festigkeit und Elastizität der mechanischen Zellen ist, wie Schwendener zuerst festgestellt hat, eine ganz außerordentliche. Der Tragmodul, d. h. die maximale Belastung auf die Flächeneinheit des Querschnittes, bei der die Elastizitätsgrenze noch nicht überschritten wird, ist nach den Messungen von Schwendener in frischem Zustande je nach den verschiedenen Pflanzentypen 12,3—25 kg pro qmm Querschnittfläche der Membran. Die niederen Werte kommen ungefähr der Festigkeit des Kupferdrahtes und Schmiedeeisens gleich, während der höchst beobachtete (von *Nolina recurvata*) etwa der des Stahles entspricht. Hinsichtlich der Zugfestigkeit gehören also diese Materialien zu den vollkommensten, die wir kennen. Die Dehnbarkeit ist dabei eine bedeutend größere als bei den erwähnten Metallen. Sie schwankt

zwischen 4,4 und 5,0 auf 1000 Einheiten bezogen, während sie bei den erwähnten Metallen nur $^1/_{1000}$ beträgt. Auch das Kollenchym hat eine große Festigkeit; es reißt erst bei einer durchschnittlichen Belastung von 10—12 kg pro qmm.

Wenn man nun die Anordnung dieser mechanischen Gewebe in den verschiedenen Pflanzenorganen, Blatt, Stengel usw., genauer prüft, so läßt sich mit Schwendener und Haberlandt die interessante Tatsache feststellen, daß hier in der Pflanze ähnliche Bauprinzipien verwirklicht sind, wie sie der Techniker bei der Konstruktion von Brücken usw. benützt, indem gesucht wird, mit möglichst geringem Materialaufwande die erforderliche Festigkeit des ganzen Systems zu erreichen. Je nachdem, ob das betreffende System mehr Druck- oder Biegungs- oder Zugfestigkeit beansprucht, wird der Techniker ein an sich schwaches Material dadurch geeignet zu machen suchen, daß er ein widerstandsfähiges in ganz bestimmter Weise ihm einlagert. Die Prinzipien, nach denen die Verwendung des festen Materials zu geschehen hat, lassen sich dann, je nach der mechanischen Inanspruchnahme, mathematisch

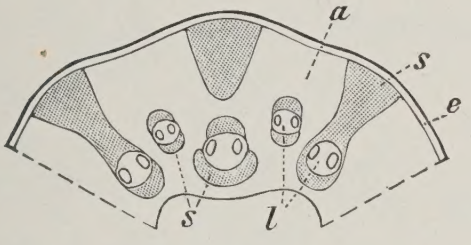


Abb. 82. *Juncus glaucus*, Querschnitt durch den Oberteil des hohlen Stengels. *s* Sklerenchym, *l* Leitstengel, *a* grünes Rindengewebe, *e* Epidermis. Vergr. 45. Nach Haberlandt aus Rothert.

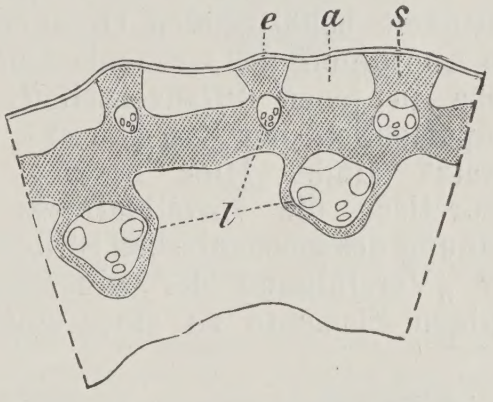


Abb. 83. *Molinia coerulea*, Querschnitt des hohlen Stengels. Bezeichnung wie bei Ab. 82. Vergr. 70. Nach Schwendener aus Rothert.

genau berechnen. So verwendet z. B. der Techniker zur Erzeugung einer starken Biegungs- und Druckfestigkeit sogenannte T-Träger, Doppel-T-Träger (I) und Hohlzylinder. Derartige Konstruktionsprinzipien lassen sich nun auch in den verschiedenen Pflanzenorganen nachweisen und sie zeigen eine überraschende Übereinstimmung mit den mathematisch konstruierten Festigkeitsformen der Ingenieure.

Wir beschränken uns hier auf eine Besprechung einiger Pflanzenteile, die auf Zug- und Biegungsfestigkeit eingestellt sind. Bei einem Organ, das vorwiegend starken Biegungen ausgesetzt ist, erleiden die peripheren Schichten starke Deformationen; die konkave Seite wird zusammengepreßt, die konvexe gedehnt, während die zentralen Partien verhältnismäßig wenig in Anspruch genommen werden. Daher treffen wir bei pflanzlichen Organen, die starken Verbiegungen ausgesetzt sind, wie Grashalmen, Blütenschäften usw., die Anordnung der mechanischen Gewebselemente hauptsächlich in der Peripherie unterhalb der Epidermis (Abb. 81—83). So finden sich in aufrechten Organen, wie Stengeln, Blattstielen, die Faserstränge oft in einer oder mehreren peripheren Lagen als T- oder Doppel-T-Träger angeordnet (Abb. 82, 83). In anderen Fällen ist ein System von subepidermalen Rippen (Abb. 82), in wieder anderen ein einfacher Hohlzylinder mit eingebetteten oder

angelehnten Leitungssträngen ausgebildet (Abb. 81). Auch können sich natürlich mehrere dieser Anordnungen zusammen verbinden (Abb. 82, 83). So ist bei Gräsern, deren Halme wegen ihrer Schlankheit besonders biegungsfest gebaut sein müssen, der Hohlzylinder noch mit äußeren Längsrippen versehen.

Bei fächerförmigen Organen, wie Blättern, die einseitig auf Biegungsfestigkeit beansprucht werden, steht die Trägerebene meist senkrecht zu der Oberfläche des Blattes. Entweder ist das mechanische Gewebe auf Ober- und Unterseite gleich ausgebildet, wie in Form von durchgehenden Doppel-T-Trägern (Abb. 84) oder bei bandartigen Blättern, deren Oberseite durch Zug, deren Unterseite durch Druck in Anspruch genommen werden, finden sich auf der Oberseite subepidermale Bastbänder, auf der Unterseite Träger (Abb. 85).

Ganz anders wie in den Biegungsfestigkeit benötigenden Organen ist die Anordnung der mechanischen Gewebe in jenen Pflanzenteilen, die hauptsächlich der Zugkraft ausgesetzt sind. Hier besteht rein theoretisch die vorteilhafteste Anordnung des mechanischen Systems in der „Vereinigung der widerstandsfähigen Elemente zu einer einzigen

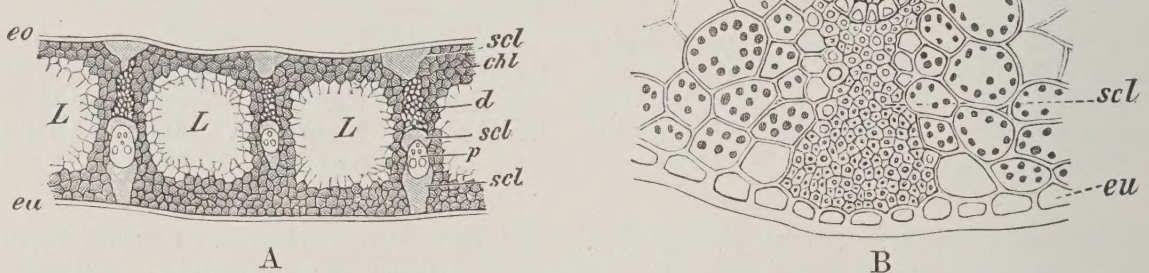


Abb. 84. *Carex* spec. A Blattquerschnitt. *scl* Sklerenchym, *p* Leitstränge, *chl* Chlorenchym, *L* lysigene Luftgänge. B Teil des Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung. Leitstrang mit Sklerenchym belegt. Vergr. 200. Nach Rothert.

kompakten tauförmigen Masse von zentraler Lage“. Die zugfestgebauten Wurzeln zeigen dementsprechend das mechanische Gewebe als einen starken axialen Strang ausgebildet (Abb. 86). Im einzelnen ist natürlich auch hier wiederum die Anordnung eine sehr mannigfaltige. Dieselbe Anordnung des mechanischen Systems wie in Wurzeln findet man auch in Rhizomen, die zur Befestigung von Pflanzen im Boden beitragen. Besonders von Interesse sind hier Fälle, in denen derartige Luftwurzeln gleichzeitig auf Zug- und Druckfestigkeit beansprucht werden und bei denen neben einer zentralen Achse noch ein subepidermaler Zugzylinder ausgebildet ist.

Wie schon erwähnt, zeigen die hier geschilderten mechanischen Bauprinzipien der höheren Pflanzen eine überraschende Übereinstimmung mit den Prinzipien, die der Mensch bewußt zweckmäßig bei der Konstruktion von Bauten anwendet. Allerdings darf diese Übereinstim-

mung uns nicht zu dem Schluß führen, daß nun alle Pflanzenorgane in mechanischer Hinsicht Meisterwerke zweckmäßiger Ingenieurkunst darstellten. Das ist keineswegs der Fall und auch kaum zu erwarten; hat ein Pflanzenstengel doch nicht nur mechanische Leistungen zu vollziehen, sondern auch eine Reihe anderer, wie Assimilation, Leitungsvermögen usw. Immerhin ist die uns hier entgegentretende Zweckmäßigkeit eine so auffallende, daß sie nicht übersehen werden kann. Mit dieser Feststellung des mechanischen Baues ist natürlich noch kein Einblick gewonnen in die Gesetzmäßigkeit, durch die ein derartiger Bau bewirkt wird. Die Frage, wieso es kommt, daß in einem sich entwickelnden Organ die verschiedenen Zellen sich derart differenzieren, daß die einen zu Festigungsgewebe werden und dieses

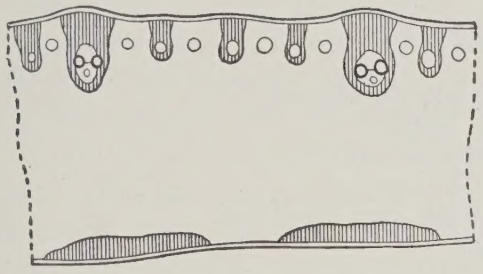


Abb. 85.

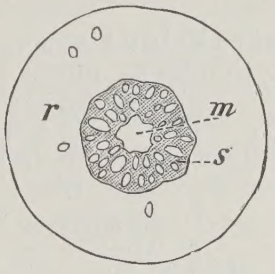


Abb. 86.

Abb. 85. *Zea Mays*, Blattmittelrippe, Querschnitt. Das Sklerenchym schraffiert. Die Unterseite der Sklerenchymstränge umschließen je einen Leitstrang. Nach Haberlandt aus Rothert.

Abb. 86. *Carex glauca*, Rhizomquerschnitt, sehr schwach vergrößert. *r* Rinde, *m* Mark, *s* Hohlzylinder dickwandigen Gewebes, zusammengesetzt aus den Tüpfelgefäßen der dicht gedrängten Leitstränge verbindenden Sklerenchymfasern. Nach Haberlandt aus Rothert.

Gewebe nun eine so spezifische Anordnung aufweist, daß es den mechanischen Funktionen des Ganzen in ausgezeichneter Weise dient, ist zurzeit völlig unbeantwortet, ja noch kaum gestellt. Und doch liegt gerade in ihr das tiefste biologische Problem dieser mechanischen Konstruktion. Der Nachweis der großen Zweckmäßigkeit des mechanischen Systems der Pflanzen vermag uns dieses mechanische System noch nicht verständlich zu machen, sondern bringt uns erst zum Bewußtsein, welch interessantes, aber völlig unbearbeitetes und schwer angreifbares Problem hier vorliegt.

III. Abschnitt.

Dynamik.

A. Kontraktionsbewegungen.
   1. Bewegung durch Pseudopodien.
      a) Phänomenologie der Pseudopodienbewegung.
      b) Theorie der Pseudopodienbewegung.
   2. Bewegung durch Undulopodien, Flimmerbewegung.
      a) Bau, Statik und Genese der Flimmern.
      b) Bewegung und äußere Mechanik der Flimmern.
      c) Theorie der Flimmerbewegung.
   3. Muskelbewegung.
      a) Myoneme.
      b) Glatte Muskelzelle.
      c) Quergestreifte Muskelzelle.
         α) Bau der quergestreiften Muskelzelle.
         β) Die Vorgänge der Kontraktion.
         γ) Die chemischen und energetischen Vorgänge der Muskelkontraktion.
         δ) Theorie der Muskelbewegung.

B. Indirekte Bewegungen.
   1. Gleitbewegung.
   2. Bewegung durch Veränderung des spezifischen Gewichtes.
   3. Bewegung durch Veränderung des Turgors.

C. Bewegungsvorgänge vielzelliger Tiere.

Der Strom unerläßlichen Stoff- und Energiewechsels, der trotz scheinbar stationären Gleichgewichts ständig die lebendigen Systeme durchzieht, tritt vielleicht in keiner Eigenschaft der Lebewesen äußerlich schärfer zutage als in ihrer Fähigkeit, auf die mannigfachsten äußeren und inneren Veränderungen des Systems hin mit aktiven Bewegungsvorgängen zu antworten. Diese aktiven Bewegungen sind bekanntlich besonders auffallend bei tierischen Organismen, ja man hat früher sogar vielfach in dieser aktiven Beweglichkeit einen der wesentlichsten Unterschiede des tierischen vom pflanzlichen Leben zu erkennen geglaubt. Die neueren Forschungen haben jedoch gezeigt, daß diese Beweglichkeit auch dem pflanzlichen Protoplasma eigen ist und nur infolge des stärkeren Abschlusses der pflanzlichen Systeme durch die Zellmembranen gegenüber der Außenwelt weniger zur Beobachtung gelangt. Diese aktiven Bewegungen der Zellen und lebendigen Systeme vollziehen sich in verschiedenartiger Weise und mit verschiedenen Mitteln. Die Rhizopoden und andere Zellen mit nackter Plasmaoberfläche senden verschieden geformte unregelmäßig gestaltete Fortsätze aus, sogenannte Pseudopodien, mit denen sie sich bewegen und Nahrung aufnehmen. Andere, wie die Geißeltiere und Wimperinfusorien, besitzen besondere konstante Bewegungsorganellen, feine fädige Fortsätze, die Wimpern und Geißeln. Auch bei den

vielzelligen Tieren sind solche Wimperzellen weitverbreitet; in der Regel jedoch treffen wir hier besondere Zellen und Organe, die Muskelzellen und Muskeln, die vorwiegend oder ausschließlich der lokomotorischen Funktion des Systems dienen.

Alle diese verschiedenartigen aktiven Bewegungen im engeren Sinne faßt man gewöhnlich als Kontraktionsbewegungen zusammen. Wenn auch noch keineswegs nachwiesen ist, daß die verschiedenartigen Kontraktionsbewegungen sich tatsächlich in physiologisch einheitlicher Weise erklären lassen, so zeigen sie doch das Gemeinsame, daß sie auf aktiver Verlagerung der Teilchen der lebendigen Substanz selbst beruhen. Man spricht deshalb vielfach von einer allgemeinen Kontraktilität des Protoplasmas und der Lebewesen. Man kann diesen Begriff unbedenklich annehmen, darf jedoch darunter weder eine besondere mystische „vitale" Eigenschaft der Lebewesen sehen, der mit den Mitteln kausaler Forschung nicht beizukommen ist, wie das manche Vitalisten tun, noch soll damit ausgedrückt sein, daß in der Tat alle diese Modifikationen aktiver Beweglichkeit lebender Zellen ohne weiteres auf denselben physikalischen Prinzipien beruhen. Zu einer solchen Behauptung reicht unser gegenwärtiges Wissen bei weitem nicht aus, da wir vor allem über die eigentlichen vitalen Vorgänge in den Zellen selbst während der Bewegung fast nichts wissen. Immerhin sei von vornherein betont, daß die neueren Forschungen auf dem Gebiete der Physiologie der Muskelbewegung es nicht unwahrscheinlich erscheinen lassen, daß auch bei der Muskelbewegung, ähnlich wie wir das für die amöboide und die Flimmerbewegung kennen lernen werden, Oberflächenenergien das beherrschende mechanische Prinzip darstellen.

Außer den Kontraktionsbewegungen gibt es Bewegungserscheinungen im Reiche der Organismen, die entweder rein passiv, nicht durch die Tätigkeit der lebendigen Zellen selbst, hervorgerufen werden, oder aber bei denen die Lebenstätigkeit der Zellen indirekt als Ursache der Bewegung wirksam ist. Zu der ersten Gruppe gehören Bewegungsvorgänge bei den Blüten und Samen mancher Pflanzen, sowie mancherlei Bewegungen im Körper höherer vielzelliger Tiere. Zu letzteren gehören die sogenannten Gleitbewegungen durch Sekretion von Zellen (Diatomeen, Gregarinen), die Bewegung durch Veränderung des spezifischen Gewichtes und des Turgors bei Pflanzen. Wir kommen somit zu folgender Übersicht der Bewegungen der Lebewesen:

A. Kontraktionsbewegungen.
   1. Bewegung durch Pseudopodien (Protoplasmabewegung).
   2. Bewegung durch Undulipodien oder Flimmerbewegung.
   3. Muskelbewegung.

B. Indirekte Bewegung.
   4. Gleitbewegung durch Sekretion.
   5. Fallen und Steigen durch Änderung des spezifischen Gewichts.
   6. Bewegung durch Veränderung des Turgors.

A. Kontraktionsbewegungen.

1. Bewegung durch Pseudopodien (Protoplasmabewegung).

Alle nackten Protozoen, also fast alle Rhizopoden, viele Myxosporidien und ein Teil der Flagellaten, aber auch die übrigen mit

Pellicula versehenen Amöben bewerkstelligen ihre Ortsbewegung, falls sie einer Unterlage aufliegen, durch Pseudopodien. Auch viele freischwimmenden Rhizopoden bilden Pseudopodien, die dann allerdings weniger der Ortsveränderung dienen, sondern das Schweben durch Vergrößerung der Oberfläche unterstützen und vor allem die Nahrungsaufnahme besorgen. Auch in der Embryonalentwicklung vieler vielzelliger Tiere treffen wir Zellen mit amöboider Veränderlichkeit, die beim Formwechsel eine wichtige Rolle spielen, und im ausgewachsenen vielzelligen Tier gibt es ganze Gruppen von solchen nackten Zellen mit amöboider Beweglichkeit, wie die weißen Blutkörperchen.

Die Pseudopodien sind nach Form und Größe sehr variable, nicht-dauernde Protoplasmafortsätze, die an jeder Stelle der Oberfläche spontan hervorfließen können, resp. unter gewissen Bedingungen hervorfließen müssen, und die eine dauernde Bewegung und Verschiebbarkeit der Teilchen aufweisen, welche in der Regel auf den ganzen Protoplasmaleib sich erstreckt. Die dadurch vermittelte Fortbewegung ist eine ungeordnete, apolare, die in keiner Weise durch irgendeine Achse in dem betreffenden System gerichtet ist.

a) Phänomenologie der Pseudopodienbewegung.

Die Art der Pseudopodien ist für die einzelnen Gruppen sowie für die einzelnen Arten von Zellen meist außerordentlich charakteristisch, so daß bei den Rhizopoden gerade hieraus wichtige Gesichtspunkte für die systematische Einteilung der Klasse gewonnen werden. Man kann etwa vier Typen von Pseudopodien unterscheiden:

a) **Lobopodien,** das sind mehr oder weniger breite, lappige oder fingerförmige Fortsätze mit abgerundetem distalen Ende. Kleinere

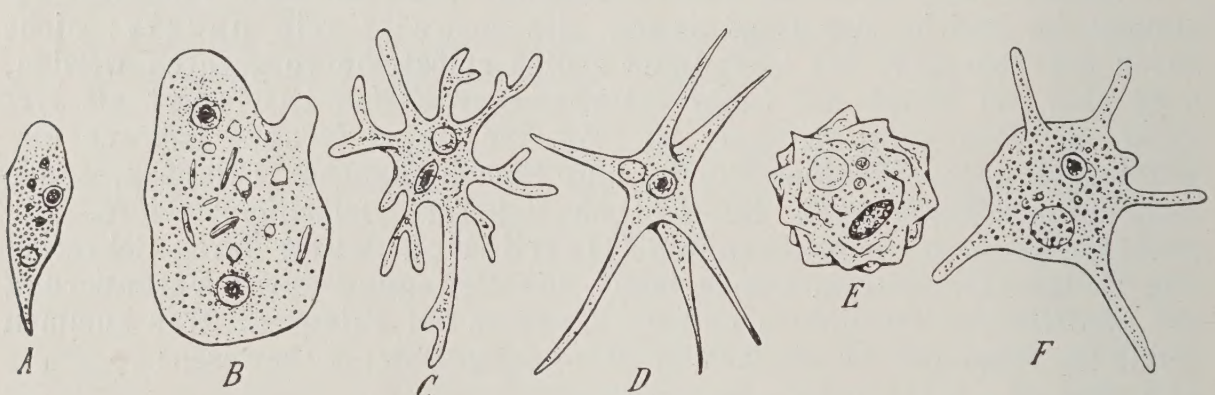


Abb. 87. Verschiedene Pseudopodientypen von Amöben. A Form der *Amoeba limax.* B Form der *Pelomyxa binucleata.* C Form der *Amoeba proteus.* D Form der *Amoeba radiosa.* E Form der *Amoeba verrucosa.* F Form der *Amoeba polypodia.* Nach Doflein.

Lobopodien können ganz aus Ektoplasma bestehen, größere weisen dagegen im Innern auch Entoplasma auf. Im einfachsten Falle bildet die ganze Amöbe ein einziges breites Pseudopodium (sogenannte *Limax*-Form); meist werden jedoch mehrere nach verschiedenen Richtungen ausgesandt (Abb. 87).

Die Bewegungen der mit Lobopodien ausgestatteten Amöben, die besonders von Rhumbler und Jennings eingehend studiert worden sind, treten in zwei Hauptformen auf: 1. als fließende Bewegung (mit sogenannter Fontänenströmung) und 2. als rollende Bewegung.

Betrachten wir zunächst die fließende Bewegung, und zwar an einer Amöbe, z. B. einer sogenannten *Limax*-Form, die mit einem einzigen breiten Lobopodium am Vorderende dahinfließt. Wir sehen, daß dann in der Mitte ein breiter Plasmastrom, der durch die in dem Protoplasma eingelagerten Körnchen deutlich sichtbar ist, nach vorn fließt, wobei die Protoplasmakörnchen oft bis dicht an die Oberfläche geschoben werden können. Am Vorderende angelangt, wird jedoch dieses an die Oberfläche getriebene Entoplasma ständig in zähflüssiges homogenes Ektoplasma umgewandelt. Es ist das der besonders von Rhumbler näher studierte Ento-Ektoplasmaprozeß, der für das Verständnis der Amöbenbewegung von großer Bedeutung ist. Dieser durch das Vorwärtsfließen eines Teiles des Protoplasmas und das Streben nach Vergrößerung der Oberfläche charakterisierte Vorgang wird mit Verworn auch als Expansionsphase bezeichnet. Am Vorderende angelangt, zerteilt sich die Strömung fontänenartig und läuft in seitlichen, oft schwer sichtbaren Randströmungen langsam zurück. Das Vorhandensein dieser Randströme ist zwar von Jennings bestritten worden, doch kann an ihrem Vorkommen bei dünnflüssigen Amöben gar kein Zweifel bestehen. Ganz besonders deutlich kann man sie an großen Amöben feststellen, deren Entoplasma mit kristalloiden Körperchen erfüllt ist (Abb. 88). Auch bei *Amoeba blattae* und anderen Formen ist sie deutlich nachgewiesen (Abb. 89). In den seltensten Fällen geht die Randströmung bis zum Hinterende (Abb. 88, II), und hier setzt dann der entgegengesetzte Prozeß ein, nämlich eine zentripetale, wieder auf die Abkugelung hinwirkende Strömung, die sogenannte Kontraktionsphase, bei der umgekehrt Ekto- in Entoplasma umgewandelt wird. Die rückläufigen Randströme können in manchen Fällen nur außerordentlich kurz sein. Der Ekto-Entoplasmaprozeß vollzieht sich dann nicht wie im ersteren Falle

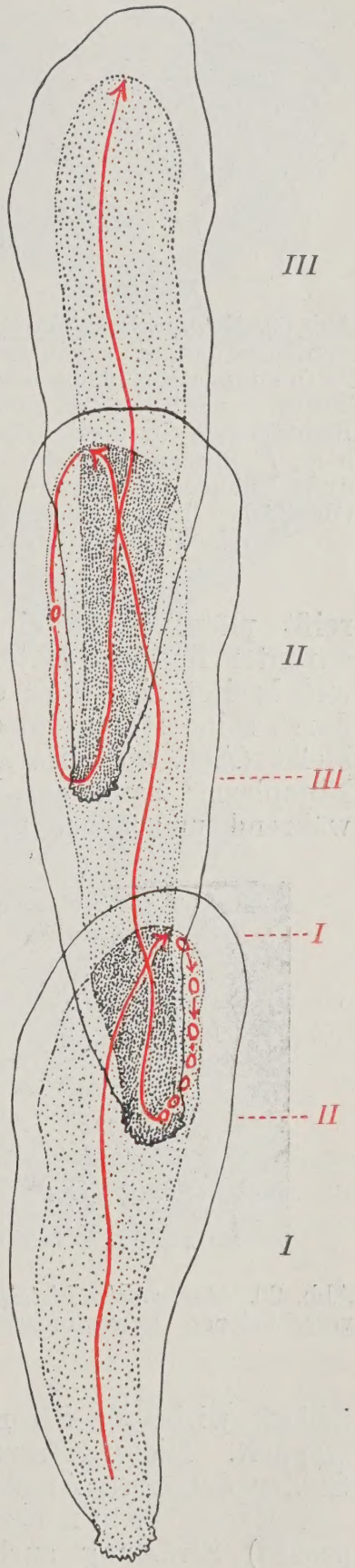


Abb. 88. *Amoeba cristalligera.* Bahn eines Kriställchens (rote mit Pfeilen versehene Linie) bei der Bewegung mit Randströmung. Die Bahn wurde mit Zeichenapparat gezeichnet. Nur drei Stellungen der Amöbe sind gezeichnet (schwarze römische Ziffern). Die mit roten römischen Ziffern versehenen Querstriche bezeichnen genau die Punkte der Bahn, an der sich das Kriställchen in dem Moment befand, wo die Amöbe die durch die entsprechende schwarze römische Ziffer bezeichnete Stellung einnahm. Die den glatten Verlauf der Bahn unterbrechenden kleinen Ellipsen bezeichnen kürzere Ruhepunkte des Kriställchens. Schwarz punktiert: Entoplasma. Original von Dr. Bělař.

an einer bestimmten, deutlich erkennbaren Zone in dem hinteren Körperteil, sondern ist offenbar über eine größere Plasmaoberflächenschicht der Amöbe verteilt und entzieht sich der morphologischen Beobachtung. Trotzdem ist es ein logisches Postulat, daß er auch bei diesen Formen vorkommt; denn die Beobachtung einer wandernden Amöbe ergibt, daß die Oberfläche und das Verhältnis von Ekto- und Entoplasma bei ihr gleich bleibt, trotzdem am Vorderende des Pseudopodiums ständig Ento- in Ektoplasma umgewandelt wird.

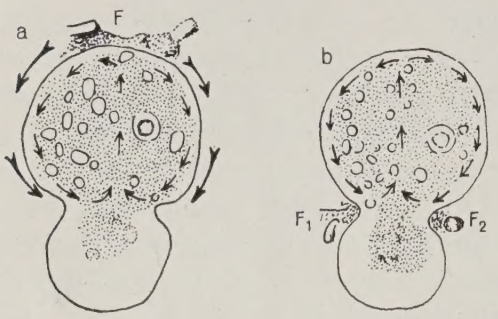


Abb. 89. *Entamoeba blattae* Bütschli. Fontänenströmung. a Ein zufällig am Ausbreitungsscheitel liegender Fremdkörper *F* wird von den rückläufigen Randströmen in zwei Teile geteilt. b F_1, F_2 bleiben im Bezirk des Ekto- und Entoplasmaprozesses auf der Oberfläche liegen. Vergr. ca. 150. Nach Rhumbler.

Außerordentlich deutlich kann der Ekto-Entoplasmaprozeß bei einer Modifikation der fließenden Bewegung, der Bewegung durch sogenannte Bruchsackpseudopodien, beobachtet werden. Die Amöben, die sie aufweisen, wie *Amoeba blattae* nach Rhumbler und die Dysenterieamöbe (*Entamoeba histolytica*) nach Hartmann, besitzen offenbar eine etwas größere Festigkeit der Oberflächenhaut, der Haptogenmembran. Wenn hier der Entoplasmastrom an die Oberfläche kommt, dann reißt plötzlich an einer Stelle diese Oberflächenmembran und das darunter liegende Ekto- samt Entoplasma quillt bruchsackartig heraus und breitet sich über das darunter liegende alte Ektoplasma aus, das durch seine Haptogenmembran einige Zeit deutlich kenntlich abgegrenzt bleibt (Abb. 90). Nachträglich wird dann dieses in die Tiefe geratene Ektoplasma samt der Haptogenmembran in Entoplasma umgewandelt, während umgekehrt das hervorgestürzte Entoplasma, das zuerst eine

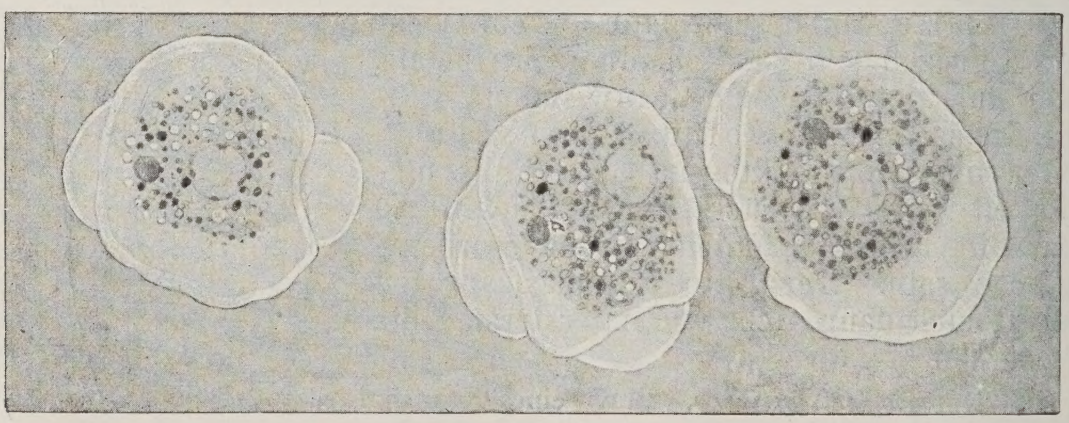


Abb. 90. *Entomoeba histolytica* Schaud. Dasselbe Individuum nach dem Leben in verschiedenen Bewegungsstadien mit Bruchsackpseudopodien. Vergr. 1300. Nach Hartmann, 1911.

lebhaft wirbelnde Strömung zeigte, sich in homogenes Ektoplasma umwandelt. Dieser Prozeß kann häufig gleichzeitig an verschiedenen Stellen derselben Amöbe stattfinden.

Nach Jensen bezeichnet man die zentrifugale (Ento-Ektoplasmaprozeß) Strömung auch als zylindrogene, die zentripetale (Ekto-

Entoplasmabewegung) als sphärogene Bewegung. Bei gleichzeitigem Vorhandensein mehrerer Lobopodien finden wir meist solche zylindrogene und sphärogene Bewegung nebeneinander; ja, oft kann ein einziges Lobopodium beide Bewegungsarten aufweisen.

Wenn eine Amöbe gleichzeitig mehr oder weniger fingerförmige Pseudopodien aussendet, so kann sie, da in der Regel nur einige wenige Pseudopodien auf der Unterlage festliegen, von der Seite gesehen, direkt eine Art schreitende Ortsbewegung aufweisen, wie das Dellinger mit Hilfe einer besonderen Vorrichtung der seitlichen Beobachtung für *Amoeba proteus* nachgewiesen hat (Abb. 91). Hier wird ein Pseudopodium der Amöbe am Vorderende ins Wasser frei vorgestreckt und dann nach Herunterbiegen auf der Unterlage festgeheftet. Gleichzeitig kann dann ein anderes am Hinterende unter Ablösung von dem Untergrunde in den Körper eingezogen werden und so durch immer neues Vorstrecken einzelner Pseudopodien schreitet dann die Amöbe wie auf Stelzen nach einer Richtung vorwärts, wie das die beigefügte Abbildung illustriert. Diese schreitende Bewegung ist nur eine durch die Bildung zahlreicher Pseudopodien gebildete Komplikation einer einfachen fließenden Bewegung und darf in keiner Weise mit der nun zu schildernden rollenden Amöbenbewegung verwechselt werden, die Jennings für *Amoeba verrucosa* mit Hilfe von Tuschekörnchen, die der Amöbe an der Oberfläche anhaften, studiert hat.

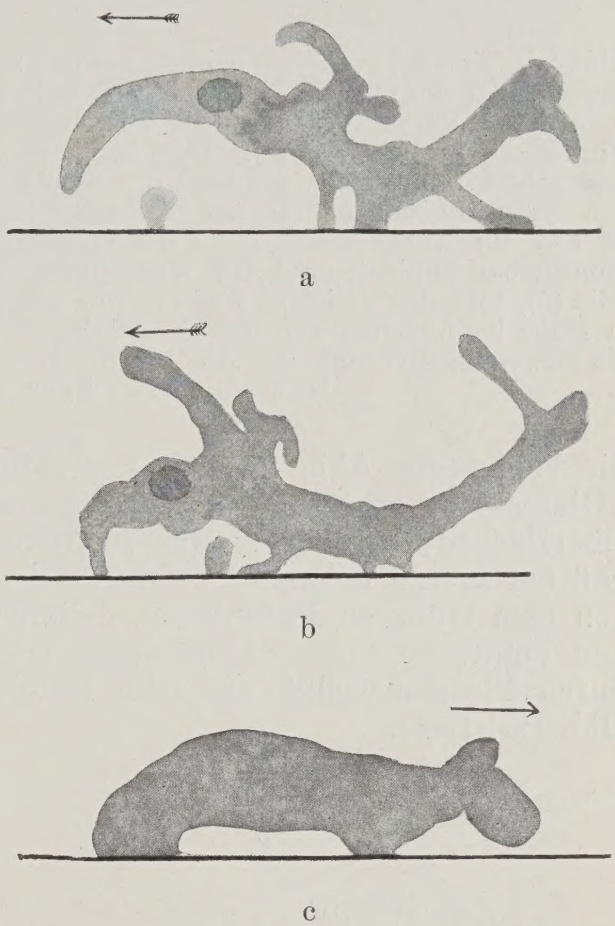


Abb. 91. Schreitende Bewegung von *Amoeba proteus*, im Profil photographiert. a und b zwei Stadien des gleichen Individuums. Nach Dellinger aus Gurwitsch.

Die rollende Bewegung findet sich nur bei Amöben mit mehr oder minder derber Pellicula (den sogenannten Erdamöben). Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß keine rückläufigen Randströmungen vorkommen. Während der Bewegung befindet sich die der Unterlage aufliegende Unterseite der Amöbe in Ruhe, während die Oberseite mit dem Entoplasma nach vorn geschoben wird. Dabei werden immer neue Pelliculateile am Vorderende zur Berührung mit der Unterlage gebracht, während umgekehrt am Hinterende das Protoplasma entsprechend von der Unterlage abgehoben wird. Die Bewegung kann mit dem Vorwärtsrollen eines deformierbaren, mit Flüssigkeit erfüllten Schlauches verglichen werden. Das beigefügte Schema (Abb. 92) gibt eine bessere Vorstellung von dieser Art der Bewegung als jegliche weitere Beschreibung.

Scheinbar findet bei dieser rollenden Bewegung kein Ento-Ektoplasmaprozeß statt. Doch ist auch hier dieser Vorgang, wie Rhumbler ausgeführt hat, sehr gut möglich; denn auf der Unterlage findet sich am Vorderende eine membranartige Verdickung (siehe

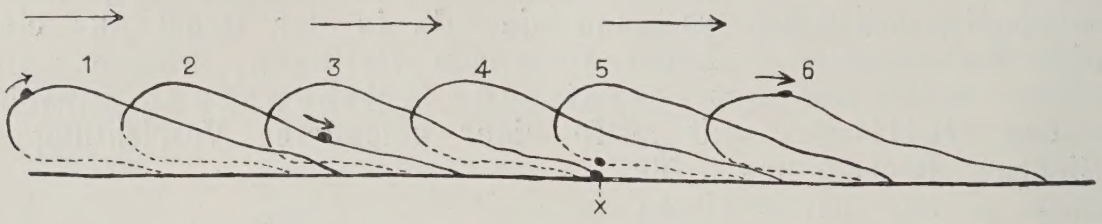


Abb. 92. Schema der rollenden Bewegung von *Amoeba verrucosa* Ehrenberg. Seitenansicht. An der Oberfläche der Amöbe haftet ein Körnchen, das sich in *1* am Hinterende der Amöbe findet, bei dem Vorwärtskriechen nach vorn rückt (*2*) und in *3* das Vorderende erreicht hat (×). Dort bleibt es während der Weiterbewegung der Amöbe liegen und findet sich, während die Amöbe die Stellung *4* erreicht hat, in der Mitte von deren Unterfläche. In der Stellung *5* liegt es immer noch am gleichen Platz und ist nur ein wenig gehoben, da das Hinterende der Amöbe der Unterlage nicht mehr unmittelbar aufliegt. Bei der Weiterbewegung gelangt es dann wieder auf die Oberseite (*6*), und der Kreislauf beginnt von neuem. Die unterbrochenen Linien geben den in Ruhe befindlichen Teil der Oberfläche der Amöbe wieder. Die großen Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung der Amöbe, die kleinen diejenige des anhaftenden Körnchens. Nach Jennings aus Lühe-Lang, 1904.

die beigefügte Abb. 93), über die immer neues Protoplasma vorfließt. „Dieses Hervorbrechen des Protoplasmas entspricht mathematisch einer Oberflächenvergrößerung im vorfließenden Teil, und es ist ersichtlich, daß der hierzu notwendige Oberflächenzuschuß nicht in vollem Umfange von dem früheren Ektoplasma geliefert werden kann, sondern von einer neu eingeschobenen Ektoplasmastrecke geliefert werden muß, die nur durch Plasmazuschuß aus dem Innern ihre Entstehung nehmen kann" (Rhumbler).

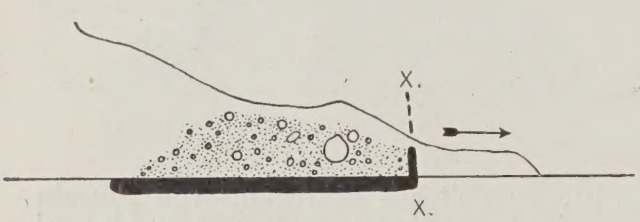


Abb. 93.

Abb. 93. *Amoeba verrucosa*. Barrierebildung am Vorderende bei der rollenden Bewegung. Nach Jennings aus Rhumbler, 1905.

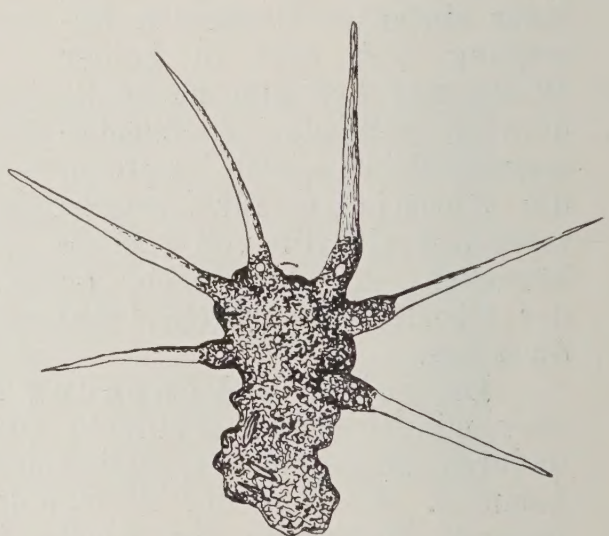


Abb. 94.

Abb. 94. *Amoeba radiosa*. Barriereströmung. Nach Rhumbler aus Gurwitsch.

Die Bildung eines frei ins Wasser hervorragenden Pseudopodiums erfolgt bei diesen Amöben durch Zutritt neuen Protoplasmas an seiner Basis; denn ein dem Pseudopod an der Oberfläche anhaftendes Tuschekörnchen bleibt während der Verlängerung des Pseudopods stets in der gleichen Entfernung von dessen freiem Ende. Entsprechend erfolgt auch die Verkürzung von der Basis aus.

Diese von Jennings beschriebene Bildung von freien Pseudopodien stimmt vielleicht mit der Modifikation überein, die kürzlich Giersberg als ektoplasmatische Barriereströmung bezeichnet hat, eine Modifikation, die auch schon vorher von Rhumbler beschrieben wurde (Abb. 94). Das ganze Pseudopodium scheint hierbei durchweg aus Ektoplasma zu bestehen, während die gesamte Granula-

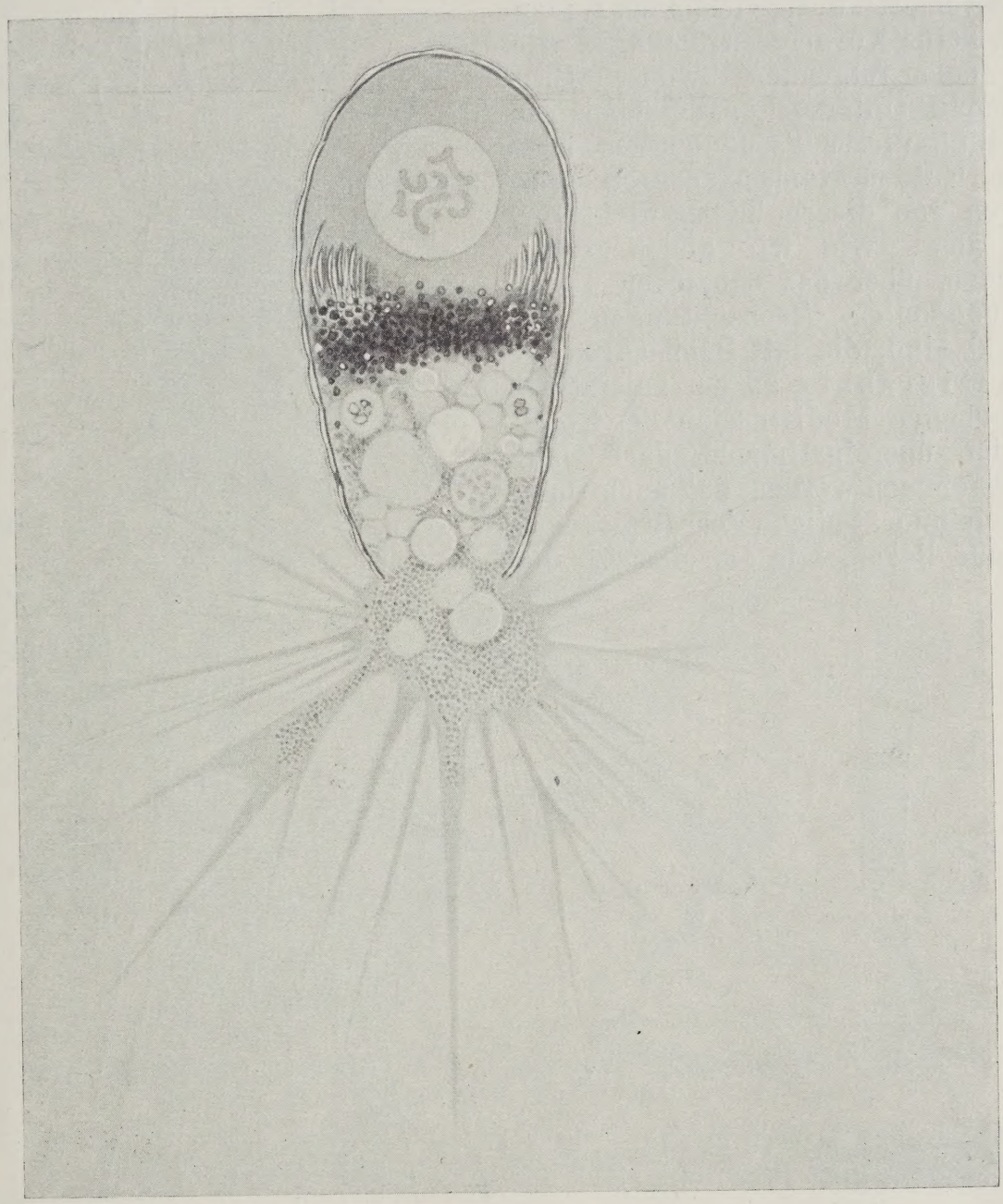


Abb. 95. *Euglypha* sp. Filopoden. Nach dem Leben. Vergr. ca. 1000. Original von Dr. Bělař.

menge an der Basis des Pseudopodiums zurückgehalten und gestaut wird (Abb. 94). Dabei zeigt sich, daß das körnchenfreie Ektoplasma auf Kosten des Entoplasmas immer weiter anwachsen kann, denn in manchen Fällen läßt sich beobachten, daß fast das ganze flüssige Entoplasma in den körnchenfreien Bezirk einströmt und so zu Ektoplasma wird; zugleich wird es hierbei zäher und zeigt Änderung seiner Lichtbrechungsverhältnisse (s. auch Abb. 27, 5, S. 62).

b) Der zweite Typus, die Filopodien, ist durch verschiedene Übergänge, wie die zuletzt besprochene Modifikation, mit den Lobopodien verbunden. Es sind sehr feine zugespitzte Pseudopodien, die in der Regel nur aus Ektoplasma bestehen (Abb. 95). Häufig entspringen sie in Büscheln und verzweigen sich, bilden aber keine Anastomosen unter sich, auch finden sich keine Körnchenströmungen wie bei dem folgenden Typus. Eingehende Untersuchungen über die Bildung dieser Pseudopodien, über den Ento-Ektoplasmaprozeß usw. liegen von diesem Typus nicht vor. Da aber, wie wir gleich sehen werden, über das Einziehen dieser Pseudopodien Beobachtungen gemacht sind, die mit Beobachtungen von Giersberg an der zuletzt besprochenen Modifikation der Lobopodien übereinstimmen, darf wohl angenommen werden, daß auch ihrer Entstehung ähnliche Verhältnisse zugrunde liegen, wie sie oben für die

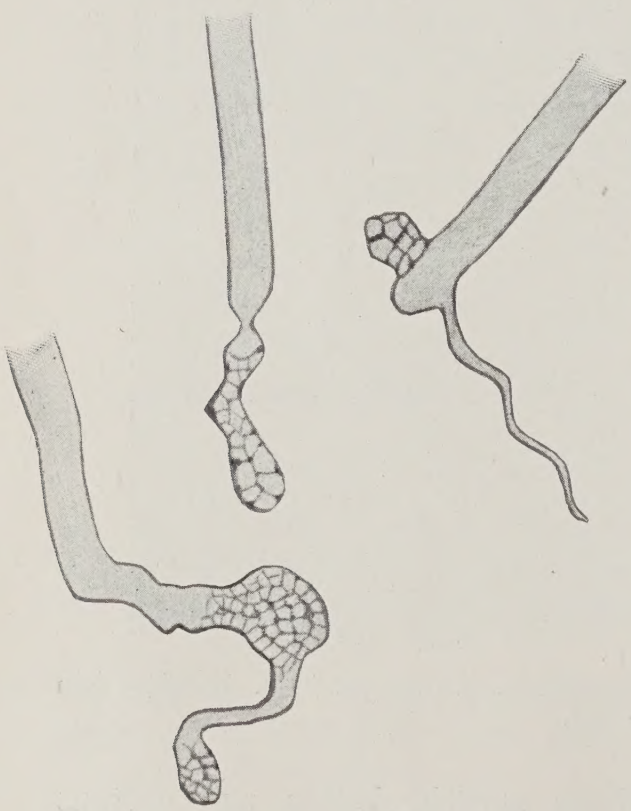


Abb. 96.

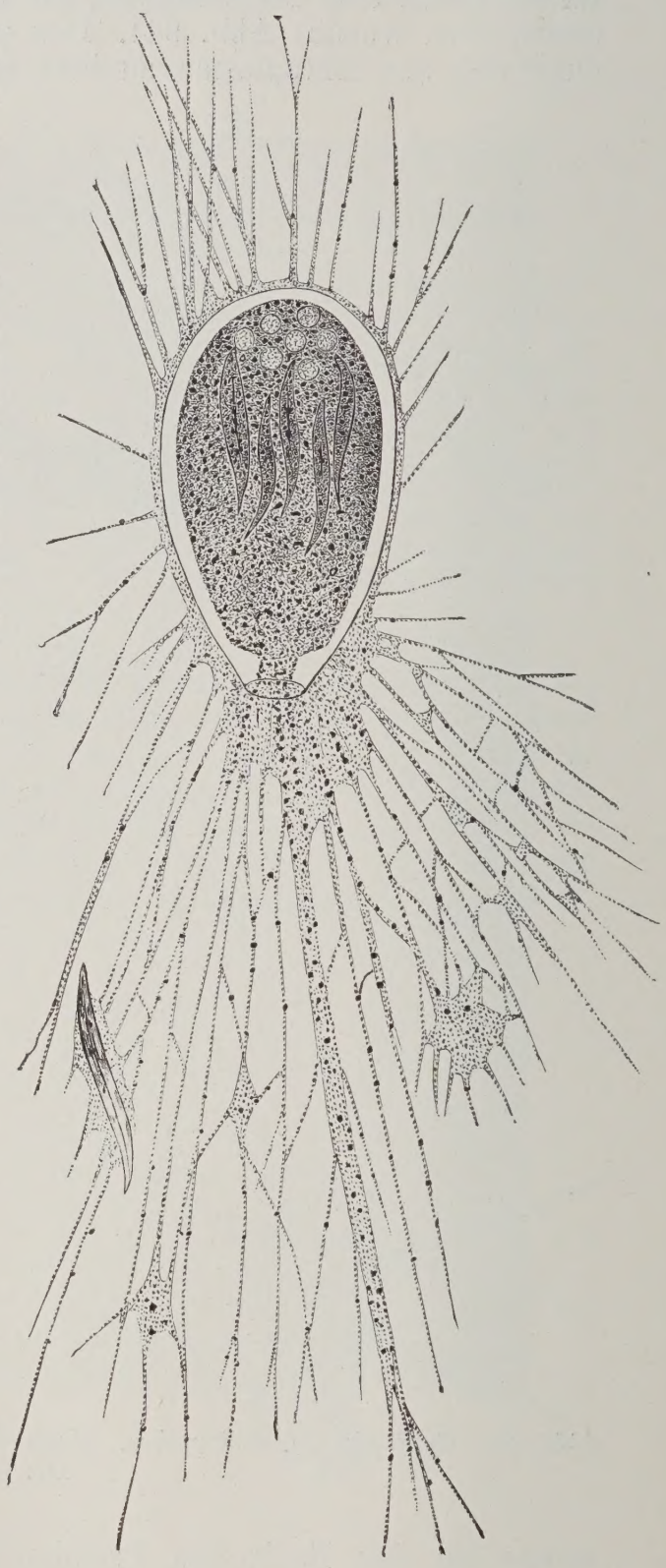


Abb. 97.

Abb. 96. Rückbildung der Filopodien bei *Gromia*, unter lokalen Aufquellungen und Wabenbildung. Nach Bütschli aus Gurwitsch.

Abb. 97. *Gromia oviformis* mit reticulosen Pseudopodien. Nach Max Schulze aus Lang.

Lobopodien mit ektoplasmatischer Barriereströmung geschildert wurden. Die Einziehung derartig glasartig strukturloser Filopodien geschieht nämlich oft in der Weise, daß das Pseudopodium plötzlich welk und schlaff wird und sich wellig schlängelt. Hierauf kann es sich ohne weiter bemerkbare Veränderungen allmählich verkleinern und schließlich ganz eingehen. In anderen Fällen erhält sich das wellig gewordene Pseudopodium, bläht sich darauf an einigen Stellen zu unregelmäßigen Auftreibungen auf und zeigt dann an diesen Stellen eine immer deutlicher werdende wabige Struktur. Derartige Fälle wurden von Bütschli, Schaudinn und Verworn beschrieben, und Giersberg hat dasselbe auch bei seiner *Amoeba radiosa* mit ektoplasmatischer Barriereströmung beobachtet (Abb. 96). Auch bei Absterbeerscheinungen kann, wie Verworn gezeigt hat, diese wabige Struktur auftreten.

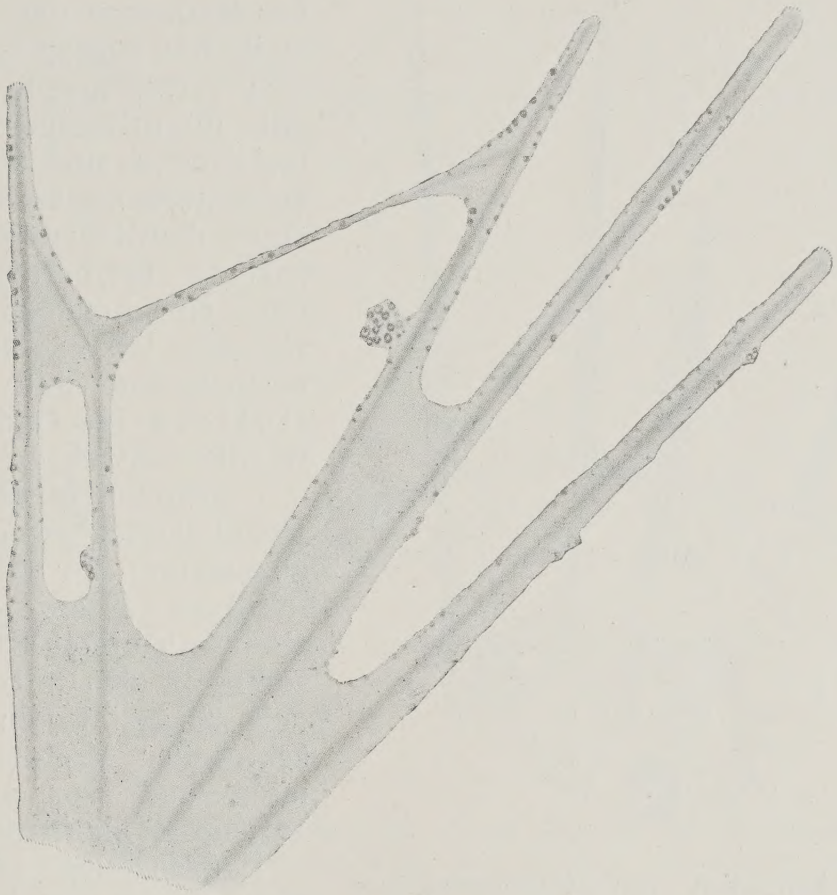


Abb. 98. *Pamphagus hyalinus*. Rhizopodien mit festerer Achse. Vergr. ca. 1950. Original von Dr. Bělař.

c) Der dritte Typus: die Rhizopodien oder retikulosen Pseudpodien, sind charakterisiert durch ihre außerordentliche Neigung, sich wurzelartig zu verästeln und sich untereinander durch Anastomosen zu verbinden[1]), wodurch äußerst komplizierte Netzwerke von feinen Fäden und Strängen zustande kommen (Abb. 97). Während bei Lobopodien und Filopodien die Oberfläche aus zäherem homogenen Protoplasma besteht, ist hier bei den Rhizopodien die Oberfläche sehr dünnflüssig und zeigt eine charakteristische sogenannte Körnchenströmung. Derartig feine, dünnflüssige Pseudopodien sind natürlich nur möglich, wenn in ihnen eine Achse von festerer Konsistenz vorhanden ist. Das trifft in der Tat zu, wenn sie oft

1) Auch bei Lobopodien und Filipodien kommen gelegentlich Anastomosen vor.

auch schwer nachweisbar ist (Abb. 98). Bei Dunkelfeldbeleuchtung kann die festere Achse jedoch, wie Doflein gezeigt hat, leicht deutlich gemacht werden. Die Körnchenströmung wird durch den dünnflüssigen Zustand der Rinde ermöglicht. Die eingelagerten Protoplasmakörnchen bewegen sich bei dieser Körnchenströmung bald hierhin, bald dorthin, ziehen aneinander vorbei, werden voneinander überholt, auch können auf dem einen gleichen Pseudopodium entgegengesetzte Ströme, zentrifugale und zentripetale, gleichzeitig nebeneinander vorkommen. Neben dieser passiven Bewegung der Körnchen kann, wenigstens zeitweilig, auch eine geringfügige tanzende Eigenbewegung der Körnchen beobachtet werden (Molekularbewegung).

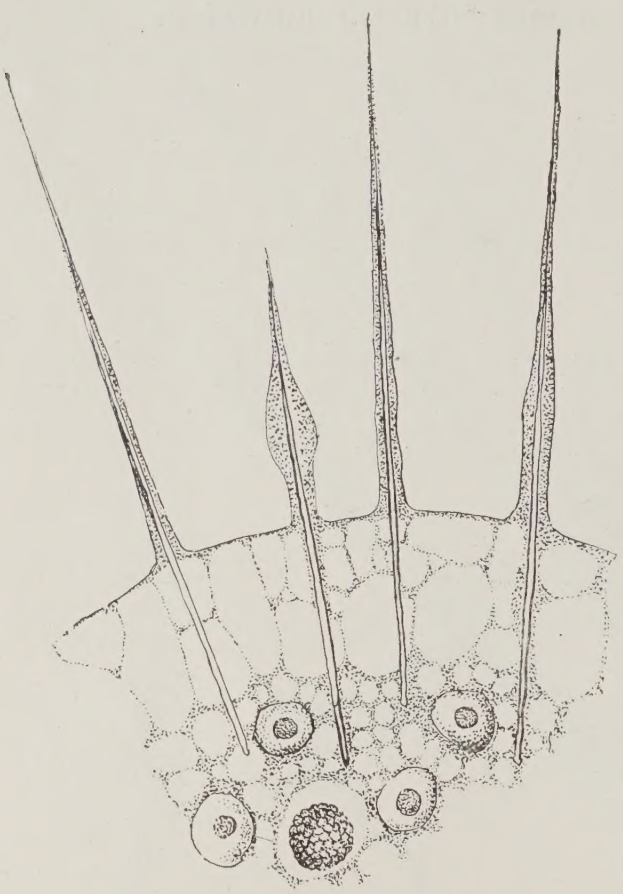


Abb. 99. Axopodien von *Actinosphaerium Eichhornii*. Randstück, vier Kerne und eine Nahrungsvakuole. Nach Bütschli aus Gurwitsch.

Eine Modifikation der Rhizopodien stellen die Axopodien der Heliozoen dar. Es sind das meist fein zugespitzte, nur selten sich verzweigende Rhizopodien mit dünnflüssiger Hülle und meist etwas undeutlicher Körnchenströmung, deren Achse von einem deutlichen festen, im Gelzustand befindlichen Achsenfaden eingenommen ist (Abb. 99). Derselbe ist eine dauernde Differenzierung und zeigt nach Doflein im Dunkelfeld eine fibrilläre Struktur.

Schließlich wäre noch den Pseudopodienbewegungen die allgemeine Protoplasmaströmung einzuordnen, wie sie in behäuteten Pflanzenzellen, sowie in den mit fester Pellicula ausgestatteten Zellen verschiedener Protozoen, Flagellaten und vor allen Dingen Infusorien sich findet. Bei den Pflanzenzellen unterscheidet man sogenannte Rotationsströme, d. h. Strömungen des ganzen wandständigen Protoplasmaschlauches und Zirkulationsströme, bei denen die Strömungen sich in verschiedene Bahnen im Wandplasma sowie in den den Saftraum durchziehenden Strängen und Lamellen sich vollziehen. Beide sind selbstverständlich durch verschiedene Übergänge miteinander verbunden. Bei den Protozoen, speziell Infusorien, bleibt das äußere Ektoplasma, das hier Kortikalplasma genannt wird, von der Strömung unberührt; sie erstreckt sich nur auf das Entoplasma und vollzieht sich meist in bestimmten Bahnen rotationsartig.

Die **Pseudopodienbewegungen** sind in hohem Maße, was Geschwindigkeit und Form anlangt, von äußeren und inneren Bedingungen abhängig. So wirken Temperaturerhöhungen bis zu einem bestimmten Optimum fördernd auf die Pseudopodienbildung ein, desgleichen be-

stimmte Nahrungskörper. Eine Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Außenmediums kann auf die Form der Pseudopodien von Einfluß sein und unter Umständen den Modus bei derselben Amöbenart vollkommen ändern. So hat Verworn angegeben, daß Amöben vom Typus der *Limax*-Amöben nach Zufügung von Kalilauge zum Wasser ihre breitlappigen Pseudopodien einziehen und dann feine ektoplasmatische Pseudopodien vom Typus der *Amoeba radiosa* ausbilden (Abb. 100). Bei Rückversetzung in das Ausgangsmedium nehmen dann die Amöben wieder ihren ursprünglichen Pseudopodientypus an. Dieser Versuch gelingt allerdings nicht mit allen Amöbenarten vom *Limax*-Typus und hängt außer von der Amöbenart auch wesentlich von dem physiologischen Zustand der betreffenden Amöbenkultur ab. Sehr schön ließ sich die Einwirkung des Außenmediums

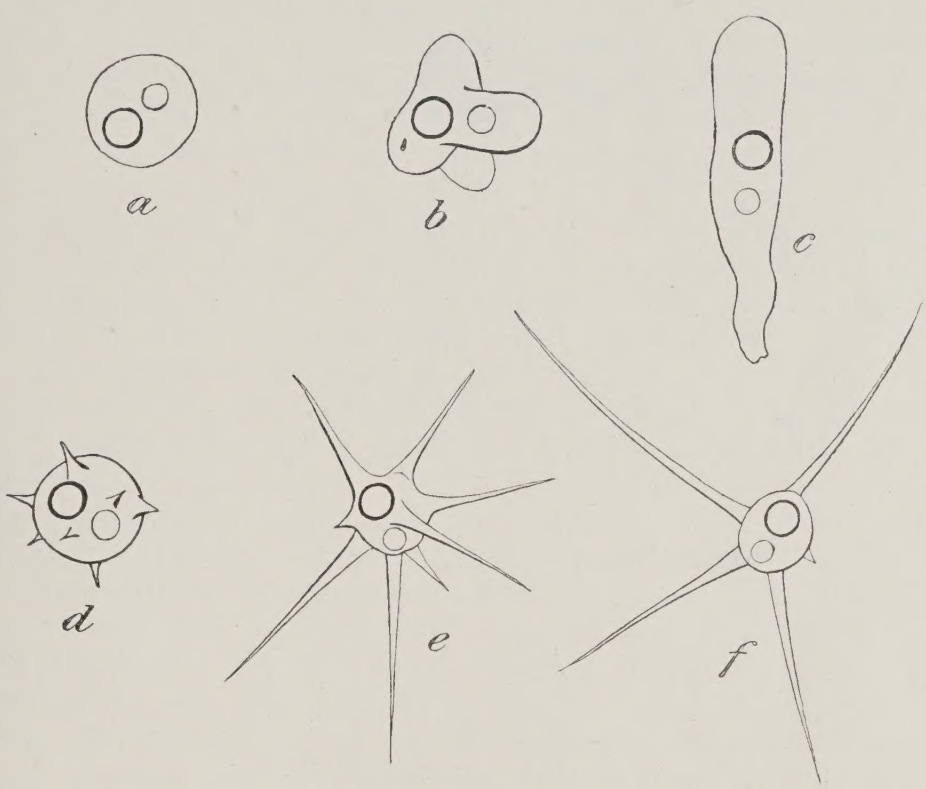


Abb. 100. *Amoeba limax.* a kontrahiert, b im Beginn der Pseudopodienbildung (*Proteus*-Form), c gewöhnliche *Limax*-Form, d—f Formen von Zusatz von Kalilauge, d am Beginn von deren Einwirkung, e und f *Radiosa*-Formen. Nach Verworn, 1897.

auch bei einer großen Amöbe mit fingerförmigen Lobopodien, die der *Amoeba proteus* (oder *polypodia*) nahesteht, beobachten. Wenn man die betreffenden Amöben aus der alten Kulturflüssigkeit (sie wurden in 0,05-proz. Knoplösung mit Chlorogonien als Futter kultiviert) in frische Knoplösung übertrug, dann nahmen nach kurzer Zeit meist alle Individuen eine langgestreckte Wanderform (*Limax*-Form) an. Giersberg sah neuerdings bei seiner *Amoeba radiosa*, die normalerweise eine langsam vorwärtsstrebende Bewegung ohne rückläufige Randströme zeigte, nach Überführung in $^1/_{30}$ Mol. Zuckerlösung den Charakter der amöboiden Bewegung sich völlig ändern, indem die vorher sehr langsame Vorwärtsbewegung von immer heftiger werdenden Entoplasmaströmungen begleitet wurde und sich schließlich in eine typische Bruchsackpseudopodienbildung umwandelte. Der Versuch zeigt, daß auch die Beschaffenheit der ektoplasmatischen Grenzschicht der Amöben durch

äußere Einflüsse geändert werden kann und daß damit eine weitgehende Beeinflussung des Bewegungstypus verbunden ist.

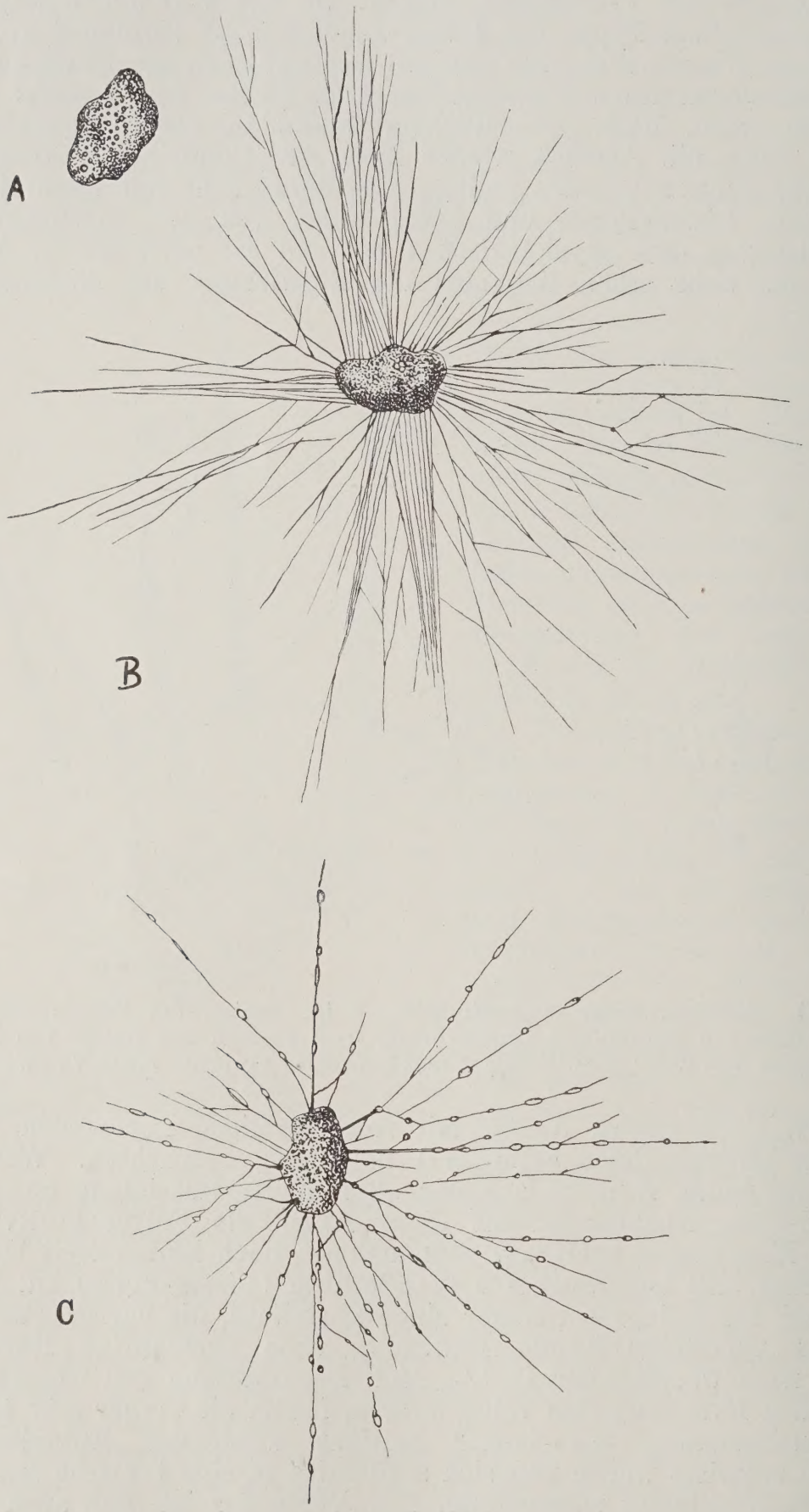


Abb. 101. Kernloses Pseudopodium von *Orbitolites*. Nach Verworn.

Daß das Außenmedium einen tiefgehenden Einfluß ausübt, geht schon aus der oben erwähnten Erscheinung hervor, daß leichtflüssiges Entoplasma bei der Berührung mit Wasser in zähflüssiges Ektoplasma umgewandelt wird. Sehr deutlich ist das auch bei der Durchschneidung von Amöben und bei der Bildung von Bruchsackpseudopodien zu beobachten.

Starke äußere mechanische und chemische Reize wirken auf die sphärogene Bewegung des ganzen Systems und führen zur völligen Abkugelung. Läßt man chemische oder andere Reize lokal von einer Seite an die Amöben herantreten, so unterstützen sie auf dieser Seite die sphärogene Bewegung und verhindern hier die Pseudopodienbildung, während sie auf der entgegengesetzten Seite sich ungestört entwickeln kann. Die Folge ist, daß die Amöben sich von dem Reiz weg bewegen, und man spricht dann von negativer Chemotaxis, Thermotaxis usw. Andere Stoffe dagegen, wie Nahrungsstoffe, aber auch indifferente Stoffe und selbst manche Gifte, wirken auf die zylindrogene Bewegung ein und die Amöben bewegen sich dann auf diese Reizquelle zu, eine Erscheinung, die umgekehrt als positive Chemotaxis, Trophotaxis bezeichnet wird.

Die Bildung von Pseudopodien ist nicht an die Unversehrtheit und vollständige Lebensfähigkeit des betreffenden amöboiden Organismus unbedingt gebunden. Hofer, Gruber u. a. haben gezeigt, daß kernlose Protoplasmateile von *Amoeba proteus* noch tagelang die charakteristischen Pseudopodienbewegungen auszuführen vermögen, bis dann die Fähigkeit zurückgeht und die kernlosen Plasmareste unter völliger Abkugelung absterben. Auch abgerissene und abgeschnittene Pseudopodienreste von Foraminiferen vermögen nach Verworn noch längere Zeit unter Körnchenströmung sich zu bewegen (Abb. 101).

Die Schnelligkeit der Pseudopodienbewegung wird von Rhumbler für verschiedene Amöbenarten auf 0,5 μ als niederster Wert bei *Amoeba verrucosa*, bei *A. limax* auf 1 μ und bei *A. gemminata* auf 1,5 bis 3 μ zurückgelegte Wegstrecke pro Minute angegeben. Für die Protoplasmaströmungen der Pflanzenzellen liegen mehr Angaben vor. Für verschiedene Blattzellen sowie die Staubfadenhaare von *Tradescantia*, *Nitella* usw. werden von verschiedenen Beobachtern von 0,0029 mm in der Sekunde bis 0,02 oder 0,05 mm in der Sekunde angegeben; das Myxomycet *Didynium nigripes* hat nach Vock sogar eine Geschwindigkeit von 1,25 mm in der Sekunde. Da die Strömungen in hohem Grade von äußeren Bedingungen abhängig sind, so kommt den angegebenen Zahlen nur ein relativer Wert zu.

Die Kraftleistungen, die die Pseudopodienbewegungen (besonders die Rhizopodien) zu vollziehen vermögen, sind recht erhebliche. So können z. B. die feinen Rhizopodien von *Orbitolites* die verhältnismäßig große und schwere Kalkschale dieser Foraminifere an senkrechten Glaswänden in die Höhe ziehen. Dieses Verhalten erscheint zunächst in Anbetracht des flüssigen Aggregatzustandes höchst merkwürdig, wird aber durch die große Gesamtoberfläche der Pseudopodien verständlich.

b) Theorie der Pseudopodienbewegung.

Die meisten Erscheinungen der Pseudopodienbewegung demonstrieren wohl in überzeugendster Weise den vorwiegend flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas. Jede Theorie, die die Protoplasma- und

Pseudopodienbewegung mechanisch zu erklären versucht, muß daher in erster Linie dem Aggregatzustand gerecht werden. Dies gilt vor allem für die verschiedenen Modifikationen der fließenden Lobopodienbewegung und für die strömenden Rhizopodien. Dieser flüssige Aggregatzustand zwingt aber direkt zu der Annahme, daß die Gesetze der Hydromechanik hierbei in Kraft treten und mithin die Oberflächenenergien, die an der Grenze zweier nicht mischbaren Flüssigkeiten auftreten, auch bei der Pseudopodienbildung wirksam sind. Als solche kommen in Betracht der Binnendruck, der die Oberfläche zu vergrößern strebt, und die Oberflächenspannung, die sich aus senkrecht nach dem Flüssigkeitsinnern und tangential zur Krümmung wirkenden Komponenten zusammensetzt. Ein Flüssigkeitssystem wie ein Protoplasmatropfen muß daher in einem anderen flüssigen Medium, also in Wasser, falls seine Oberflächenspannung größer ist als die der umgebenden Flüssigkeit, sich im Gleichgewichtszustande zu einem kugeligen Tropfen abrunden. Wird nun die Oberflächenspannung an irgendeiner lokal begrenzten Stelle des Plasmatropfens verringert, dann muß an dieser Stelle ein Fortsatz hervorfließen, dessen Form und Größe von der Druckverminderung abhängig ist. Hört die Spannungsverminderung auf oder wird die Spannung größer, dann wird das Pseudopodium wieder eingezogen.

Über die Geltung dieses Prinzips der Pseudopodienbewegung, das hauptsächlich von Bütschli, Berthold und Quincke zuerst vertreten wurde, herrscht wohl allgemeine Übereinstimmung, wenigstens für alle Arten von fließender Pseudopodienbewegung. Eine gewisse Schwierigkeit bieten nur die retikulosen Pseudopodien der Oberflächenspannungstheorie insofern, als hier, wie wir gesehen haben, vielfach gleichzeitig auf demselben Pseudopodium zentrifugale und zentripetale Ströme nebeneinander herlaufen. Daher kann hier nicht für das ganze Pseudopodium, wie bei den übrigen Pseudopodienarten, eine gleichsinnige Spannungsart der gesamten Oberfläche angenommen werden. „Man kann sich indessen diese Erscheinung dadurch erklärt denken, daß auf dem gleichen Pseudopodium gleichzeitig Plasmazustände von größerer und niederer Oberflächenspannung verteilt liegen, von denen die mit größerer Oberflächenspannung nach dem Weichkörper zurückzuströmen streben, während diejenigen mit geringerer Oberflächenspannung zentrifugal von ihnen wegzufließen bestrebt sein müssen, sobald nur die Kohärenz der Flüssigkeiten an keiner Stelle eine Unterbrechung erleidet. Für den Zusammenhalt der verschiedenartig gespannten Schichten sorgt aber der zähflüssige Zustand des pseudopodialen Plasmas selber“ (Rhumbler).

Wesentlich sprechen für die Richtigkeit der Oberflächentheorie die Modellversuche an anorganischen Flüssigkeiten, die von Bütschli, Verworn und Rhumbler ausgeführt wurden und die in weitgehendem Maße die amöboide Bewegung nachahmen. Am schönsten ist das wohl bei den von Bütschli beschriebenen Ölseifenschaumtropfen der Fall. Durch Mengen von Öltropfen und Kaliumkarbonat, das einige Zeit Wasserdämpfen ausgesetzt wurde, kann man kleine Ölschaumtropfen erzeugen, die nach Auswaschen mit Wasser gewöhnlich ohne große Gestaltsveränderungen zu fließen beginnen (Abb. 102). Ersetzt man bei derartigen Präparaten das Wasser durch verdünntes Glyzerin und quetscht die Öltropfen durch Auflegen eines Deckglases schwach, dann fließen die Tropfen nicht nur umher, sondern bilden auch mannigfach

gestaltete amöboide Fortsätze, wobei an den wechselnden Ausbreitungszentren dieselben längeren Axialströme und kürzeren peripheren Rückströme zu beobachten sind, wie sie bei der Pseudopodienbildung der Amöben auftreten (Abb. 103). Wie die natürliche Amöbenbewegung läßt sich auch hier die künstliche Pseudopodienbildung der Ölseifenschäume durch Erhöhung der Temperatur stark beschleunigen.

Nach diesen Erfahrungen kann wohl über die Geltung der Oberflächentheorie im Prinzip kein Zweifel bestehen, dagegen ist die Frage nach den Ursachen der lokalen Verminderung und Erhöhung des Oberflächendruckes heute noch völlig ungeklärt. Sie wird durch eine Reihe sehr verschiedenartiger Hypothesen zu beantworten versucht, von denen jedoch hier nur die von Jensen erwähnt sei, die bisher die beste Vorstellungsmöglichkeit gezeigt hat und die auch die Erscheinungen weitgehend zu erklären vermag. Nach der Jensenschen Hypothese soll die Expansion, also die Verminderung der Spannung, dort eintreten, wo die Assimilierung, die sphärogene Bewegung an jenen Stellen, an denen

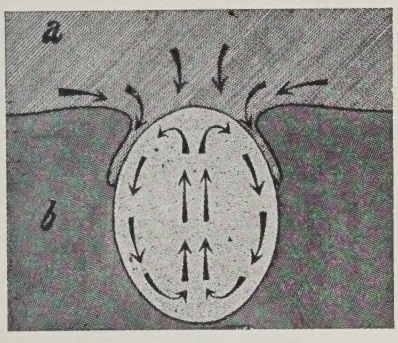


Abb. 102.

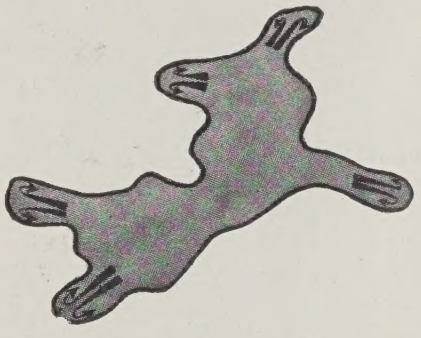


Abb. 103.

Abb. 102. Ausbreitungsströmungen in einem Ölseifenschaumtropfen. Nach Stempell und Koch.

Abb. 103. Mehrere Ausbreitungsscheitel an einem stark gepreßten Ölseifenschaumtropfen. Der Tropfen verharrt am Orte und vergrößert seine Oberfläche, die durch das Pressen ihre freie Verschiebbarkeit verloren hat, durch Pseudopodienbildung. Nach Stempell und Koch.

die Dissimilierung überwiegt und die Assimilierung geringer ist. Bei der Assimilierung findet nun, wie allgemein angenommen wird, eine Vereinigung mehrerer einfacher Moleküle zu komplizierteren Molekülen statt, also eine Verminderung der Molekülzahl bei gleichem Volumen. Da aber die Oberflächenspannung unter sonst gleichen Bedingungen dem Quadrat der Anzahl der zusammenwirkenden Moleküle proportional anzunehmen sei, so muß auch die Verminderung der Molekülzahl bei der Assimilierung eine Verminderung der Oberflächenspannung bedingen und dadurch eine Pseudopodienbildung, eine Expansion, auslösen. Für die Dissimilierung gilt aber das Umgekehrte. Hier zerfallen komplexere Moleküle in einfachere; dadurch wird die Zahl der Moleküle erhöht, die ihrerseits wieder eine Erhöhung der Oberflächenspannung bewirkt. Mit dieser kurzen Skizzierung der Hypothese wollen wir uns begnügen, da zurzeit keine Tatsachen und Versuche bekannt sind, die ihr Zutreffen beweisen würden, vielmehr auch Tatsachen bekannt sind, die schwer mit ihr in Einklang zu bringen sind.

Wenn auch über das Prinzip der Pseudopodienbewegung durch Oberflächenspannungsveränderung wenigstens für die Amöben mit fließender Bewegung zurzeit wohl kein Zweifel herrschen kann, so ge-

nügt dieses Prinzip doch keinesfalls für alle Erscheinungen, die wir bei der Pseudopodienbewegung kennen gelernt haben. So haben wir gesehen, daß bei den Rhizopodien axiale Gelbildungen bei der Expansionsphase hinzukommen müssen, der natürlich bei der Kontraktion wieder Einschmelzungen dieser festen Achse, also Solvationen, entsprechen müssen. Auch bei der oben geschilderten Entstehung strukturloser zäher Filopodien ohne Randströmungen spielen Gelbildungen wohl eine Rolle. Im Hinblick auf die Art ihrer Einziehung unter dem Bilde von wabigen Auftreibungen hat Giersberg ausgeführt, daß sich die Bewegungen hier am wahrscheinlichsten durch die Annahme von Hydradation und Deshydradation von Plasmakolloiden erklären lassen. Durch Hydration, Aufnahme von nicht gelösten, überflüssigen Wassers, wird die Viskosität des Protoplasmas bedeutend erhöht; es entsteht zäheres, homogenes Protoplasma, also Ektoplasma mit

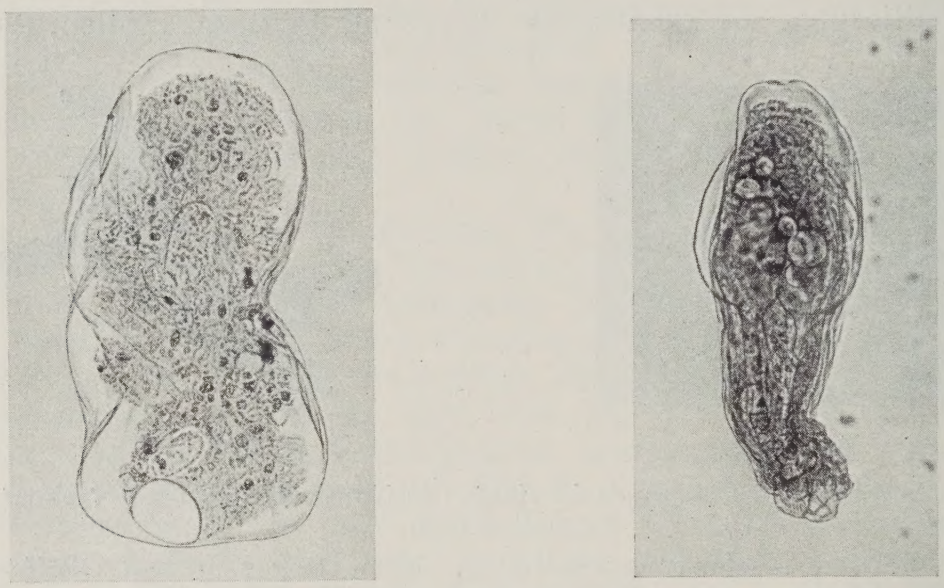


Abb. 104. *Amoeba terricola.* Faltenbildungen in der Pellicula. Bei der linken Amöbe unten Vakuole und darüber der Kern, linke Amöbe stark gepreßt; rechts dieselbe nach Aufhebung der Pressung, starke Faltenbildung. Vergr. ca. 100. Original von Dr. Bělař.

höherem optischen Drehungsvermögen; zugleich ist damit auch eine Abnahme der Oberflächenspannung verbunden. Gerade der letzte Umstand bietet dann für die Erklärung der Bewegungsvorgänge im Sinne der Oberflächentheorie wieder die besten Bedingungen. Deshydration, die Abgabe von Wasser aus den Plasmakolloiden, die man in der oben beschriebenen Form der wabigen Auftreibungen erkennen kann und die mit der Rückbildung der Pseudopodien Hand in Hand geht, würde dann die Kontraktionsphase herbeiführen.

Die Bewegung der mit Pellicula versehenen Amöben, die hauptsächlich von Jennings gegen die Oberflächentheorie ins Feld geführt wurde, hat Rhumbler unter Berücksichtigung der Gelbildungen und des Phasenwechsels ebenfalls mechanisch zu erklären versucht. Die Amöben, die diese Bewegungsart zeigen, weisen eine häufige Faltenbildung auf ihrer Oberfläche auf, die wohl auf Spannungsanhomogenitäten einer festeren Pellicula, also einer gelatinierten Oberflächenhaut, zurückzuführen sind (Abb. 104). Rhumbler denkt sich daher, daß hier die Oberflächenspannung durch einen Gelatinierungs-

druck der Oberfläche ersetzt sei, der durch verschiedene Stärke an verschiedenen Stellen der Oberfläche eine Fortbewegung der betreffenden Amöben herbeizuführen vermag. Zur Stütze dieser Ansicht teilte er einen schönen Modellversuch mit. Bringt man nämlich kleine Chloroformtropfen in Wasser auf eine dünne mit Schellack bestrichene Schicht, so kriechen sie, unter Auflösung des Schellacks, ganz wie die beschriebenen Wanderformen von *Amoeba verrucosa*, auf der Glasplatte umher (Abb. 105).

Abb. 105. Ein in Wasser liegender Chloroformtropfen hat sich auf einer dünnen Schellackschicht, die einer kreisrunden Glasfläche aufgetragen ist, in der Strömungsart einer Amöbe vom Punkte *A* nach *E* hinbewegt und in seiner Bahn den Schellack weggefressen. *R* Nadelriß am Rande, um das Herunterlaufen des Tropfens an der Glasscheibe zu verhindern. Nach Rhumbler, 1905.

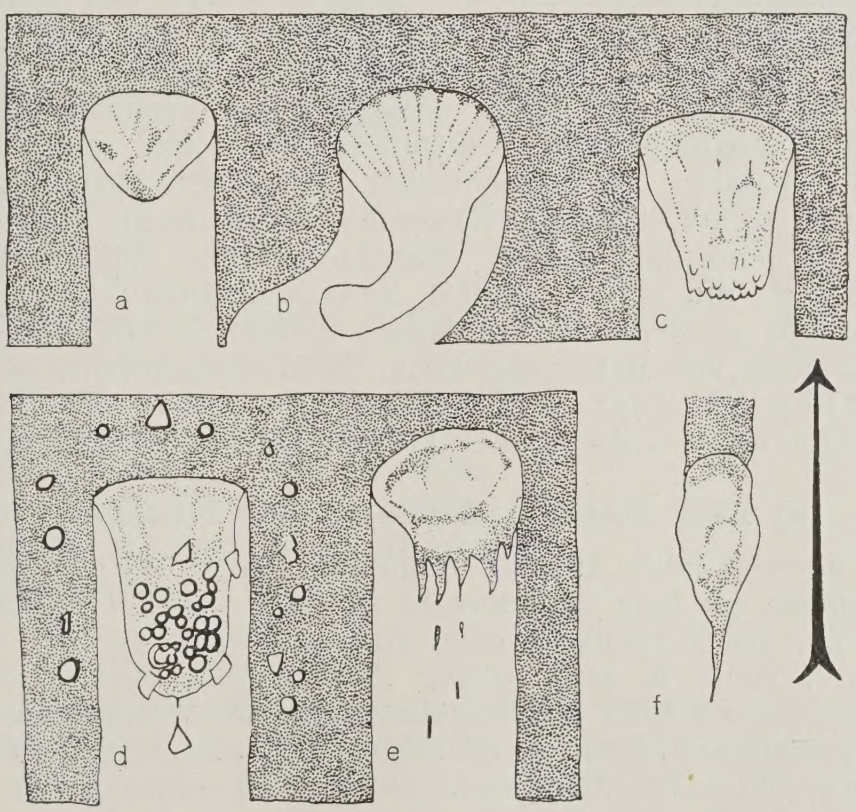


Abb. 106. Verschiedene Gestaltungsformen der auf einer Schellackschicht wandernden Chloroformtropfen. a gewöhnlichste Gestalt; b der Tropfen macht eine Wendung; c der Tropfen hat sich mit einer zarten Schellackhaut umgeben, die am Hinterende und nach vorn Falten schlägt; d der Tropfen nimmt Quecksilbertröpfchen in sich auf und schleppt Steinchen auf seiner Oberfläche mit; e dem Chloroformtropfen ist etwas Knochenöl zugemengt. Die Zacken am Hinterende sind durch Klebrigkeit auf der Glasfläche verursacht; f der Tropfen kriecht auf einem schmalen Schellackpfad. Alle Tropfen bewegen sich in der Richtung des Pfeiles. Vergr. 10. Nach Rhumbler, 1905.

Die Übereinstimmung ist ganz auffallend, indem auch hier meist das Hinterende sich kugelig zusammenzieht und die Änderungen der Kriechrichtung durch Ausweichen der Tropfen in derselben Weise wie bei den Amöben sich findet (Abb. 106). Auch zur Erklärung der merkwürdigen, rollenden Bewegung der Erdamöben brauchen mithin, wie aus den Modellversuchen sich ergibt, keine anderen Kräfte herangezogen zu werden, als die, welche im anorganischen Geschehen bei ähnlichen Bildungen ebenfalls in Wirksamkeit treten. Ob allerdings die von Rhumbler gegebene mechanische Erklärung der Bewegungsvorgänge sowohl für die Schellacktropfen wie für die rollenden Amöben die einzig zutreffende ist und ob der von ihm herangezogene Gelatinierungsdruck überhaupt genügt, um derartige Bewegungen zu erklären, scheint uns dagegen noch keineswegs feststehend. Auch hier könnten lokale Quellungen und Entquellungen eine wichtige Rolle spielen, und es muß daher die physikalische Aufklärung dieses Bewegungsmodus weiteren Studien überlassen bleiben.

2. Bewegung durch Undulipodien. Flimmerbewegung.

Die Bewegung durch Undulipodien ist durch das ganze Tier- und Pflanzenreich verbreitet. Ganze Klassen der Protozoen, wie die Flagellaten und Ciliaten, aber auch viele Fortpflanzungsstadien anderer Protozoenklassen, sowie die Schwärmer der Algen und Pilze zeigen diese Bewegungsorganellen. Ferner finden sie sich bei den meisten Spermien und Spermatozoiden der höheren Tiere und Pflanzen und vielen Gewebszellen höherer Tiere bis herauf zu dem Menschen; in den letzteren Fällen dienen sie allerdings meist nur Bewegungsvorgängen im Innern der Tiere. Während die Pseudopodienbewegung wohl jeder „nackten" Zelle zukommen kann und einen ganz ungeordneten, apolaren vorübergehenden Charakter aufweist, sind die Undulipodien formbeständige, dauernde, auch nach Anordnung und Zahl für die einzelnen Zellen charakteristische dünne, fadenartige Plasmafortsätze, die eine geordnete Bewegung aufweisen und dadurch einen erheblich größeren mechanischen Effekt bewirken. Der allgemeine Charakter der Bewegung kann, kurz ausgedrückt, als ein abwechselndes Beugen und Strecken oder Rotieren bei gleichbleibender Länge des Organells bezeichnet werden.

a) Bau, Statik und Genese der Flimmern.

Man unterscheidet die Undulipodien als Geißeln oder Flagellen, wenn sie lang und nur in geringer Anzahl vorhanden sind (meist 1—8), als Wimpern oder Cilien, wenn es sich um feinere und kürzere, meist in sehr großer Anzahl vorhandene Undulipodien handelt. Erstere sind für die Flagellaten, die Schwärmzellen von Algen und Pilzen sowie die Spermien charakteristisch, letztere für die Ciliaten und Flimmerzellen der Metazoen. Doch wird vielfach der Ausdruck Flimmern auch für die Geißeln angewandt, da ja in der Tat kein wesentlicher Unterschied besteht.

Die **Geißeln** sind in der Regel körperlang oder länger und meist in ihrer ganzen Ausdehnung gleich dick. Doch gibt es auch Geißeln, die vorne verjüngt sind, sogenannte Peitschengeißeln, während andere (selten z. B. einige Trypanosomengeißeln) am Ende eine knöpfchenförmige Verdickung aufweisen können. Der Querschnitt ist meist

oval, kann aber auch kreisrund oder ganz abgeplattet sein (Bandgeißeln). In der Regel entspringen alle Geißeln am Vorderende und werden bei der Bewegung nach vorn gerichtet. Doch können auch manche Flagellaten mit dem Hinterende nach vorn schwimmen, und bei einigen wenigen Arten ist dies sogar die Regel. Letzteres trifft auch für die Spermien zu. Die Zahl der Geißeln ist meist sehr gering, nur bei Hypermastiginen kommen viele gleichlange Geißeln vor. Die

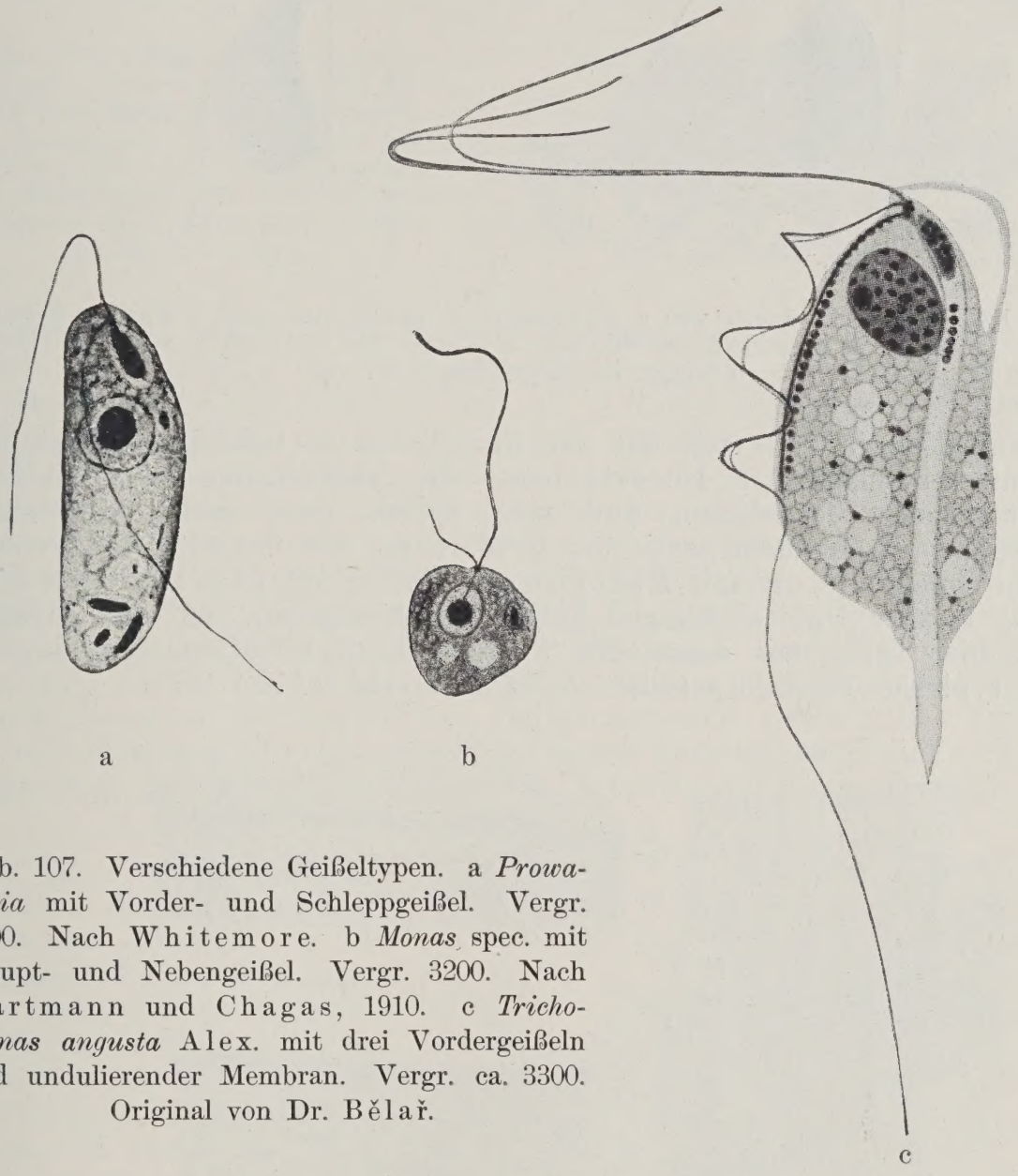


Abb. 107. Verschiedene Geißeltypen. a *Prowazekia* mit Vorder- und Schleppgeißel. Vergr. 2600. Nach Whitemore. b *Monas* spec. mit Haupt- und Nebengeißel. Vergr. 3200. Nach Hartmann und Chagas, 1910. c *Trichomonas angusta* Alex. mit drei Vordergeißeln und undulierender Membran. Vergr. ca. 3300. Original von Dr. Bělař.

Geißeln mehrgeißliger Formen sind entweder morphologisch und physiologisch völlig gleich oder sie differieren untereinander in spezifisch konstanter Weise. Stehen neben einer langen Geißel mehrere oder eine kleine, so spricht man von Haupt- und Nebengeißel (Abb. 107b). Schleppgeißeln nennt man meist lange, nach rückwärts gerichtete Geißeln, die nur geringe Bewegungen ausführen und vorwiegend als Steuerruder funktionieren (Abb. 107a). Dadurch, daß eine Schleppgeißel mit dem nackten Zelleib teilweise verklebt resp. teilweise unter der Haptogenmembran verläuft, entstehen undulierende Membranen (Abb. 107c).

Alle Geißeln von Protozoen gehen von Basalkörperchen aus, die meist in der äußeren Zone des Ektoplasmas der Zelle liegen, aber auch tiefer in die Zelle eingesenkt sein können. Das gilt auch für die Geißeln der Schwärmer von Algen und Pilzen, die in ihrer

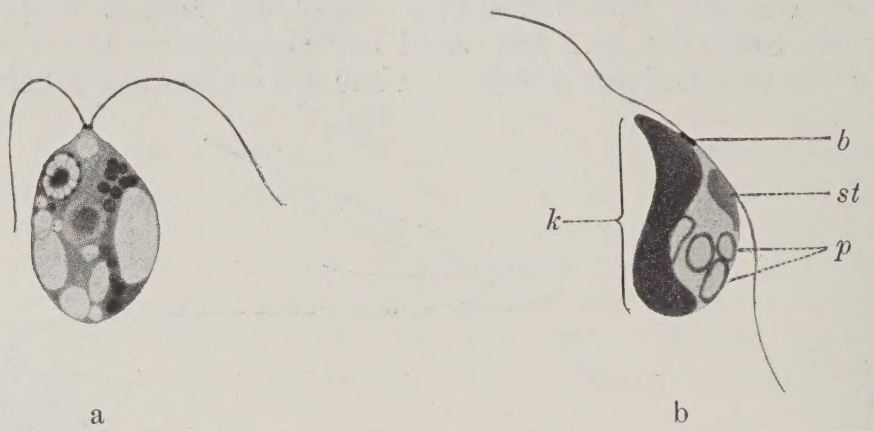


Abb. 108. Geißelschwärmer von a *Hydrodictyon utriculatum* und b *Fucus*. *b* Basalkorn, *k* Kern, *p* Plastiden, *st* Stigma. a Vergr. 2400. Original von Dr. Bělař. b Vergr. ca. 3000. Nach Meves.

Organisation ja ganz mit der der Flagellaten übereinstimmen. In der botanisch-cytologischen Literatur sind die Verhältnisse zwar vielfach nicht richtig beschrieben und man spricht hier meist von einer homogenen Protoplasmapartie am Vorderende, von der die Geißeln ausgehen sollen und die mit Strasburger als Kinoplasma bezeichnet wird. Neuere Untersuchungen haben jedoch ergeben, daß die Verhältnisse hier völlig mit denen der Flagellaten übereinstimmen und auch hier typische Basalkörperchen vorhanden sind (Abb. 108).

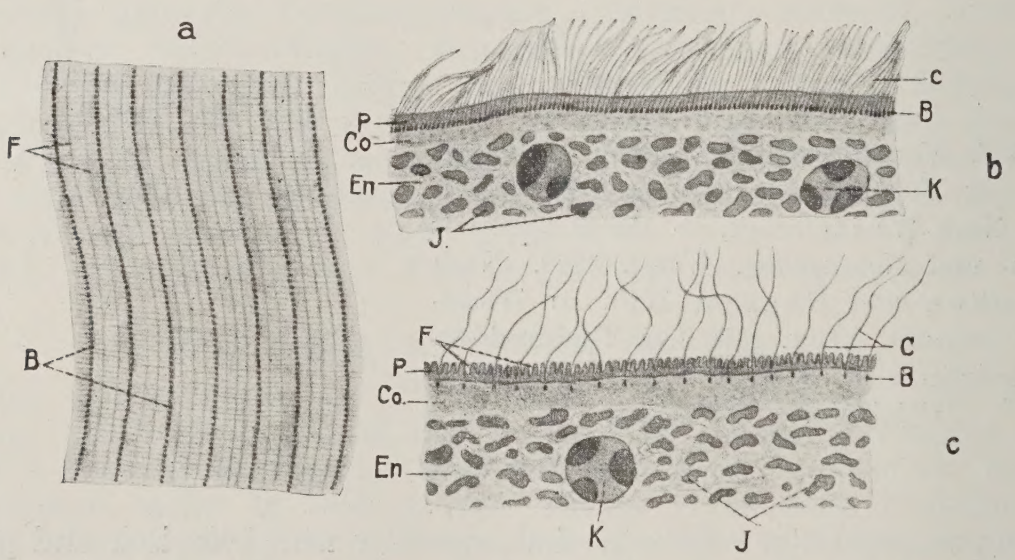


Abb. 109. *Opalina ranarum* Stein. a Flächenschnitt durch das Ektoplasma im Niveau der Basalkörperchen. b Schnitt längs einer Wimperreihe. c Schnitt senkrecht zu den Wimpern. *B* Basalkörperchen, *C* Wimpern, *Co* Corticalplasma, *En* Entoplasma, *F* Furchen der Oberfläche, *J* scheibenförmige Körperchen im Entoplasma, *K* Kerne, *P* Pellicula. Nach Maier, 1903, aus Lühe-Lang.

Auch die Geißeln der Spermatozoiden von Moosen, Farnen, Characeen und Cycadeen sind an Basalkörperchen inseriert, die in der botanischen Literatur meist Blepharoplasten genannt werden. Auf die Genese dieser Gebilde kommen wir noch zurück. Die Geißeln der

Schwanzfäden der tierischen Spermien gehen durchweg von Centriolen aus, die hier ganz wie Basalkörperchen aussehen. Auf die Beziehungen zwischen Centriolen und Basalkörperchen werden wir anläßlich der Schilderung der Genese der beiden Bildungen noch eingehend zu sprechen kommen.

Die **Cilien oder Wimpern** unterscheiden sich von den Geißeln durch ihre Feinheit und ihre geringere Länge, sowie durch ihre große Anzahl. Sie sind bei den Infusorien ebenfalls mittels Basalkörpern

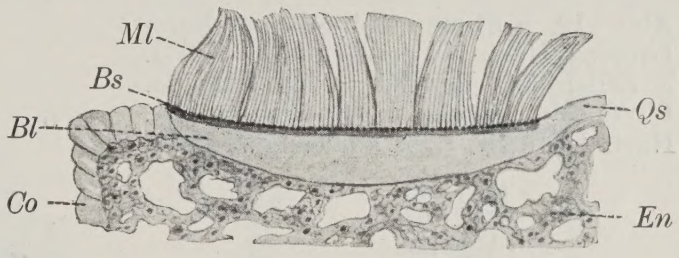


Abb. 110. *Bursaria truncatella* Müller. Schnitte durch die adorale Zone längs einer Membranelle. *Bl* Basallamelle, *Bs* Basalsaum der Membranelle, *Co* Corticalplasma, *En* Entoplasma, *Ml* Membranelle, *Qs* Querstreifen. Nach Maier, 1903, aus Lühe-Lang.

unterhalb der Pellicula im Protoplasma inseriert. Die Anordnung der Cilien ist einerseits für die Infusoriensystematik, andererseits für das rhythmische Zusammenwirken und die Art der Bewegung von größter Bedeutung. Bei den einfachen Ciliaten bedecken die Wimpern gleichmäßig die ganze Oberfläche, und zwar sind sie in parallelen und leicht spiralig von vorn nach hinten verlaufenden, manchmal auch meridionalen Reihen angeordnet (Abb. 109). Bei den höheren Ciliaten findet sich einerseits eine Rückbildung des Wimperkleides, andererseits kompliziertere Bewegungsapparate, die auf Verklebung mehrerer einzelner Cilien zurückzuführen sind. Solche Bildungen sind die Membranellen, die in der Mundgegend in einer spiralig verlaufenden Reihe, der sogenannten Adoralzone, angeordnet sind (Abb. 110). Es sind Wimperblättchen, die aus vielen Wimpern verschmolzen sind und von doppelten Basalkörpern, sogenannten Diplosomen entspringen, von

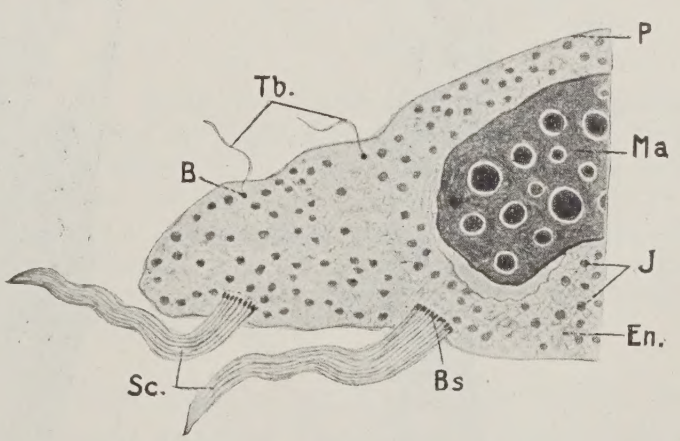


Abb. 111. *Stylonychia histrio* Müller. Schiefer Querschnitt durch den Körperrand in der Stirngegend. *B* Basalkörperchen der Tastborsten, *Bs* Basalsaum der Cirren, *En* Entoplasma, *J* Inhaltskörperchen derselben, *Ma* Makronucleus, *P* Pellicula, *Sc* Cirren, *Tb* Tastborsten. Nach Maier, 1903, aus Lühe-Lang.

denen die inneren infolge ihrer gedrängten Lagerung einen sogenannten Basalsaum bilden. Ähnliche Bildungen sind die undulierenden Membranen der Infusorien, die mithin etwas ganz anderes darstellen, als das gleichbenannte Organell der Flagellaten. Eine dritte aus Verschmelzung der Cilien entstehende Art von Organellen sind die Cirren, kräftige kegelförmige Gebilde, die wie Extremitäten benützt werden können (Abb. 111).

Die gleichen Verhältnisse wie bei den Cilien der Infusorien finden wir auch bei den Flimmerzellen der Metazoen. Auch hier sind die

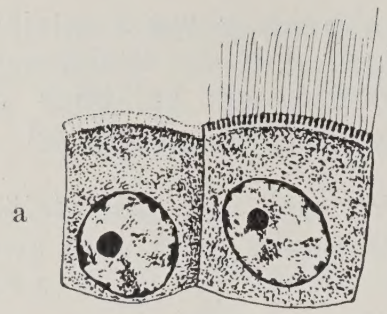


Abb. 112. a Flimmerepithel einer *Bufo*-Larve. Nach Gurwitsch, 1901. b Zellen aus der Niere von *Torpedo*. Links Flimmerzelle, rechts Bürstenzelle. Nach Joseph, 1902, aus Gurwitsch.

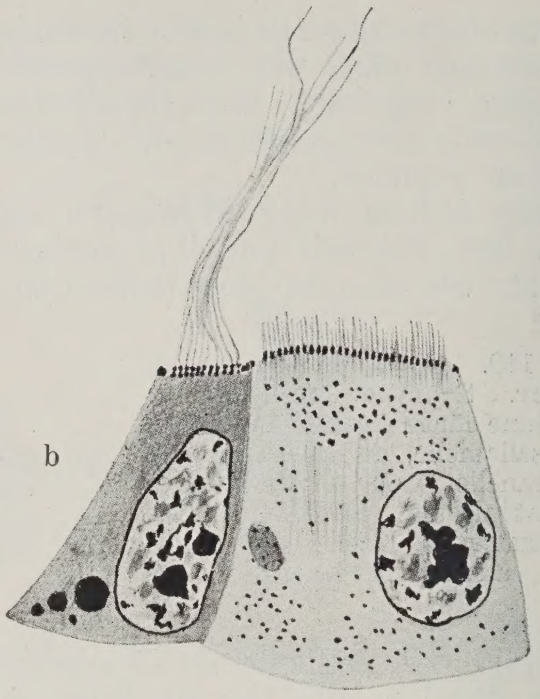


Abb. 113b.

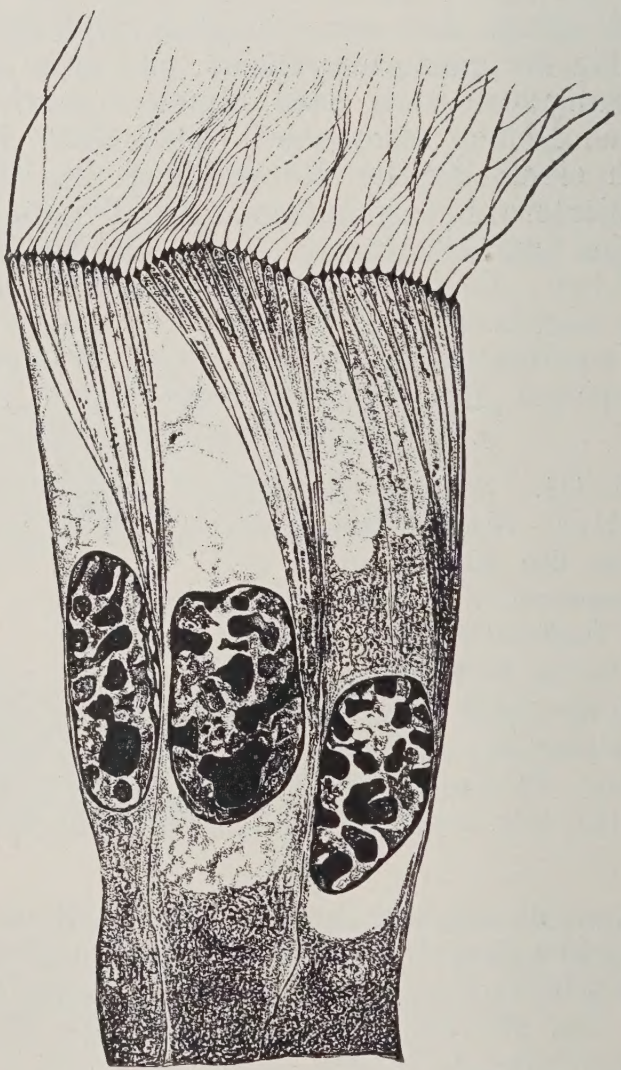


Abb. 113a.

Abb. 113a. Flimmerzellen mit Faserwurzeln aus der Leber von *Helix*. Nach Heidenhain, 1899, aus Gurwitsch. — Abb. 113b. Flimmerzelle mit Faserwurzeln aus der *Typhlosolis* der *Anodonta*. Nach Erhard.

Cilien in der oberen Grenzschicht des Plasmas mittels Basalkörperchen inseriert. Häufig erscheinen die Basalkörperchen als Stäbchen oder als Doppelkörner, sogenannte Diplosomen (Abb. 112). Im Innern vieler Flimmerzellen finden sich nun von den Basalkörperchen ausgehende feine Fortsätze der Cilien, die feiner sind als die freien Cilien; nach hintenzu konvergieren sie meistens und vereinigen sich zu einem spitzen Kegel. Es sind das die sogenannten Faserwurzeln (Abb. 113). Auch Ciliaten (z. B. *Stentor*) und die Amöbe *Mastigella vitrea* (Abb. 114) besitzen ähnliche, jedoch einfachere Faserwurzeln.

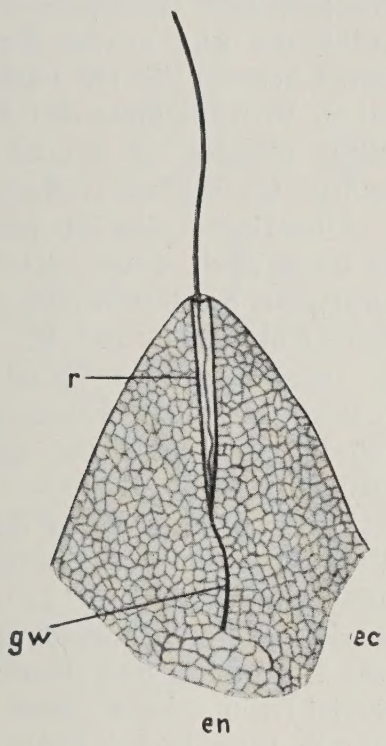


Abb. 114.

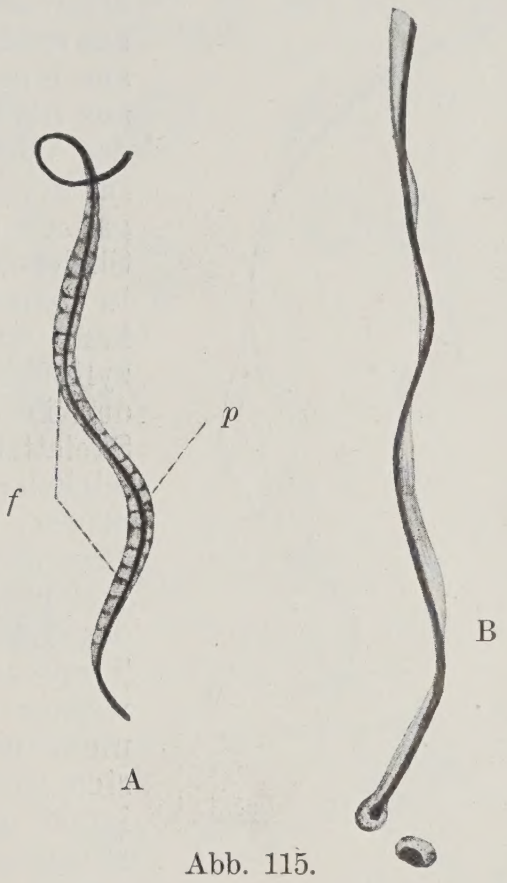


Abb. 115.

Abb. 114. Geißelinsertion von *Mastigella vitria* Goldschmidt. *ec* Ektoplasma, *en* Entoplasma, *gw* Geißelwurzel, *r* Röhre, die die Geißelwurzel umschließt und in die die Geißel zurückgezogen werden kann. Vergr. 1270. Nach Goldschmidt, 1907, aus Lühe-Lang.

Abb. 115. Geißelstruktur. A Isolierte Geißel von *Euglena*. *f* elastische Achsenfibrille, *p* Plasma. Nach Bütschli, 1910. B Geißel von *Trachelomonas*. Rechts unten Querschnitt derselben zur Veranschaulichung der exzentrischen Lage der dunkelgezeichneten Achsenfibrille. Nach Plenge aus Lühe-Lang.

Sie sind, wie schon erwähnt, deutlich dünner als die Cilien selbst, was sich daher erklärt, daß sie nur einem axialen Skelettfaden entsprechen, der sich in der Cilie befindet (Abb. 113b, 114).

Damit kommen wir auf die **feinere Struktur** und die **Statik** der Cilien. Schon aus theoretischen Gründen, um die Geißelbewegung und die Statik zu erklären, hatten ältere Forscher, wie Leydig, Kühne und Bütschli, sowie jüngere, wie Prowazek, Gurwitsch und Pütter, angenommen, daß die Geißeln aus zwei Elementen bestünden, einem festen axialen Faden und einer flüssigen protoplasmatischen Hülle. Ein solcher Bau war auch schon früher an einigen größeren Geißeln von Bütschli, Plenge und Prowazek nachgewiesen, wie

die beigefügten Abbildungen zeigen (Abb. 115). Bei *Trachelomonas* ist dabei der Plasmasaum seitlich angeordnet, bei *Euglena* mehr spiralförmig.

Ferner hatte früher schon Ballowitz durch Mazeration den Achsenfaden vieler Spermien in eine Anzahl feiner Fibrillen aufgelöst, die Fibrillen aber irrtümlicherweise als das kontraktile Element angesprochen (Abb. 116). Nach den in dem Kapitel über die Statik mitgeteilten Koltzoffschen Untersuchungen kann es sich dabei jedoch nur um feste Skelettfibrillen von statischer Funktion handeln. An einer Anzahl von Wimper- und Flimmerzellen verschiedener Meerestiere hat nun neuerdings Koltzoff den unzweideutigen Beweis geliefert, daß jede Cilie aus einem festen Skelettfaden und einem Mantel aus flüssigem Protoplasma besteht. Wird nämlich das Volumen des flüssigen Protoplasmas der Cilie in hypotonischer Lösung erhöht, so nimmt die ganze Cilie sofort kugelige Gestalt an, indem die Skelettfibrille an der „Oberfläche des Tropfens" in mehreren Umgängen umwickelt wird. „Daraus kann man schließen, daß die Skelettfibrille eine zylindrische Gestalt hat (Abb. 117a und b). Bei der Trochophoralarve von *Polygordius* wird die Skelettfibrille in ein und derselben Ebene umwickelt; wahrscheinlich ist sie hier nicht zylindrisch, sondern bandförmig (Abb. 117c). Bei *Pleurobrachia* erscheint die Festigkeit der Fibrille viel größer und bei Vergrößerung des Volumens des flüssigen Plasmamantels wird diese in eine Tropfenreihe verwandelt. Die Plasmatropfen werden auch chemisch verändert und benetzen nicht mehr die Skelettfibrillen; bald lösen sie sich ganz ab und sammeln sich in der Nähe der intakt gebliebenen und ganz nackten und ganz unbeweglichen Skelettfibrille" (Abb. 117d). Zuweilen hat Koltzoff auch beobachtet, daß eine ganze Gruppe von Cilien gleichzeitig als ein einziger Tropfen schwillt, wodurch die flüssige Natur der Plasmahülle besonders deutlich demonstriert wird (Abb. 117e).

Abb. 116. Auflösung des Spermienschwanzes in ein Fibrillenbündel durch Mazeration. Nach Ballowitz aus Korschelt und Heider.

Von großem Interesse ist die **Genese** der Geißeln. Die Beobachtung von Henneguy, daß bei der Spermatogenese von Schmetterlingen bereits die Spermatocyten von den Centren aus Geißeln bilden, die bei den Mitosen erhalten bleiben und dann später zu dem Schwanzfaden, also der Geißel des Spermiums werden, hat die Veranlassung gegeben zu der sogenannten Henneguy-Lenhossekschen Theorie, nach der sämtliche an der Basis der Cilien sich findenden Basalkörperchen Centriole oder Abkömmlinge des Centriols sein sollten. Mit dieser Auffassung hat man dann auch weitgehende Hypothesen über die Funktion der Basalkörper verbunden, indem man diese Basalkörper resp. Centren als die dynamischen Kraftzentren für die ganze Geißelbewegung hinstellte. Gegen diese Theorie, deren physiologische Seite wir zunächst ganz außer acht lassen wollen, hat sich mancher Widerspruch erhoben, so daß sie bei den Metazoencytologen heute nur wenige An-

hänger aufweist. Dagegen hat die Protozoencytologie, die ihren eigenen Weg gegangen ist, speziell durch die Untersuchungen von Schaudinn und seiner Schule zu einer Bestätigung und Erweiterung der morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Seite dieser Hypothese geführt. Es konnte nämlich die Berechtigung der Anschauung wahrscheinlich gemacht werden, daß die Basalkörper und die Geißelfibrille selbst (in gleicher Weise wie die schon früher erwähnten Achsenstäbe) genetisch auf das Centrum zurückzuführen sind. Die Fibrillen sind nach dieser Auffassung nichts anderes als die bei der Teilung der Basalkörper oder Centriole persistierenden Centrodesmosen. Je nach der Art der Genese lassen sich bei den Flagellaten 3—4 Typen aufstellen.

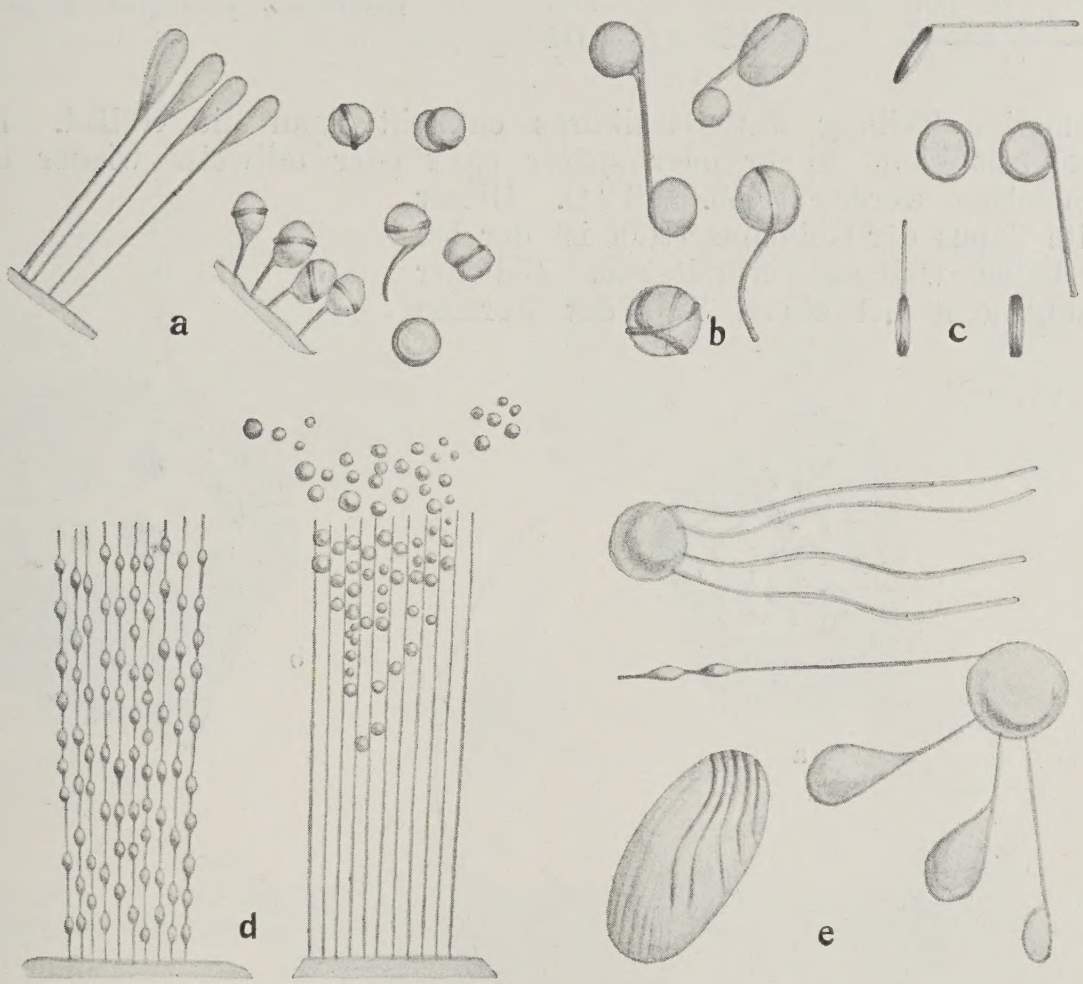


Abb. 117. Die Wirkung von verdünntem Seewasser auf die Cilien verschiedener Seetiere. a *Cyphonautos*, b Larve von *Sipunculus*, c Trochophora von *Polygordius*, d *Pleurobrachia*, e *Chreseis*. Nach Koltzoff, 1912.

1. Der erste einfachste Typus ist der, daß die Geißel direkt vom Centriol des Kernes ausgeht. In diesem Falle kann die Genese einfach als eine heteropole Teilung des Centriols aufgefaßt werden, wobei die Centrodesmose des auseinanderrückenden Tochtercentriols direkt zur Geißel wird (Abb. 118 I a und b). Das Centriol liegt hierbei entweder im Karyosom (I a) oder an der Kernmembran (II b). Dieser Typus kommt hauptsächlich bei den Rhizomastiginen vor, ist aber auch bei *Dimorpha mutans* beobachtet (Bělař), nur liegt hier das Centrum außerhalb der Kernmembran (s. Abb. 52 d S. 84).

2. Bei dem zweiten Typus entspringt die Geißel aus einem vom Centriol gesonderten Basalkorn. Letzteres entsteht durch die heteropole

Teilung des Centriols, das häufig durch eine Centrodesmose, hier Rhizoplast genannt, noch mit dem Kern verbunden ist. Durch eine

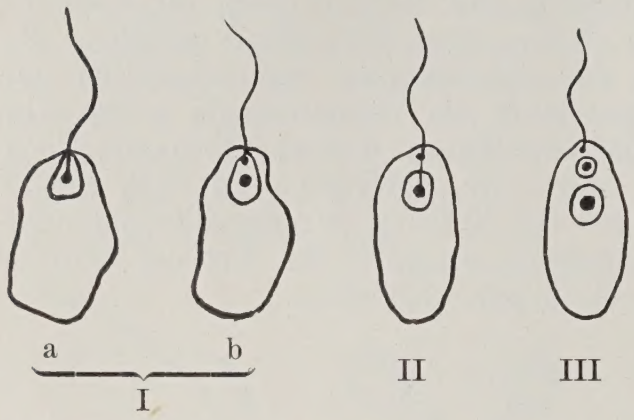


Abb. 118. Schema der Geißelinsertion bei den Flagellaten. I Geißel geht direkt vom Centrum aus; a Centrum im Binnenkörper, b an der Kernmembran. II Geißel entspringt von einem vom Kern und Centrum gesonderten Basalkorn. III Geißel entspringt von einem Basalkorn, das von einem sogenannten Blepharoplast ausgeht.

nochmalige Teilung des Basalkorns entsteht dann die Geißel. Der Rhizoplast kann früher oder später ganz oder teilweise wieder eingeschmolzen werden (Abb. 118 II). Dieser zweite Typus der Geißelinsertion ist der bei Flagellaten weitaus verbreitetste. Bei der Teilung geht bei einem Teil der Formen

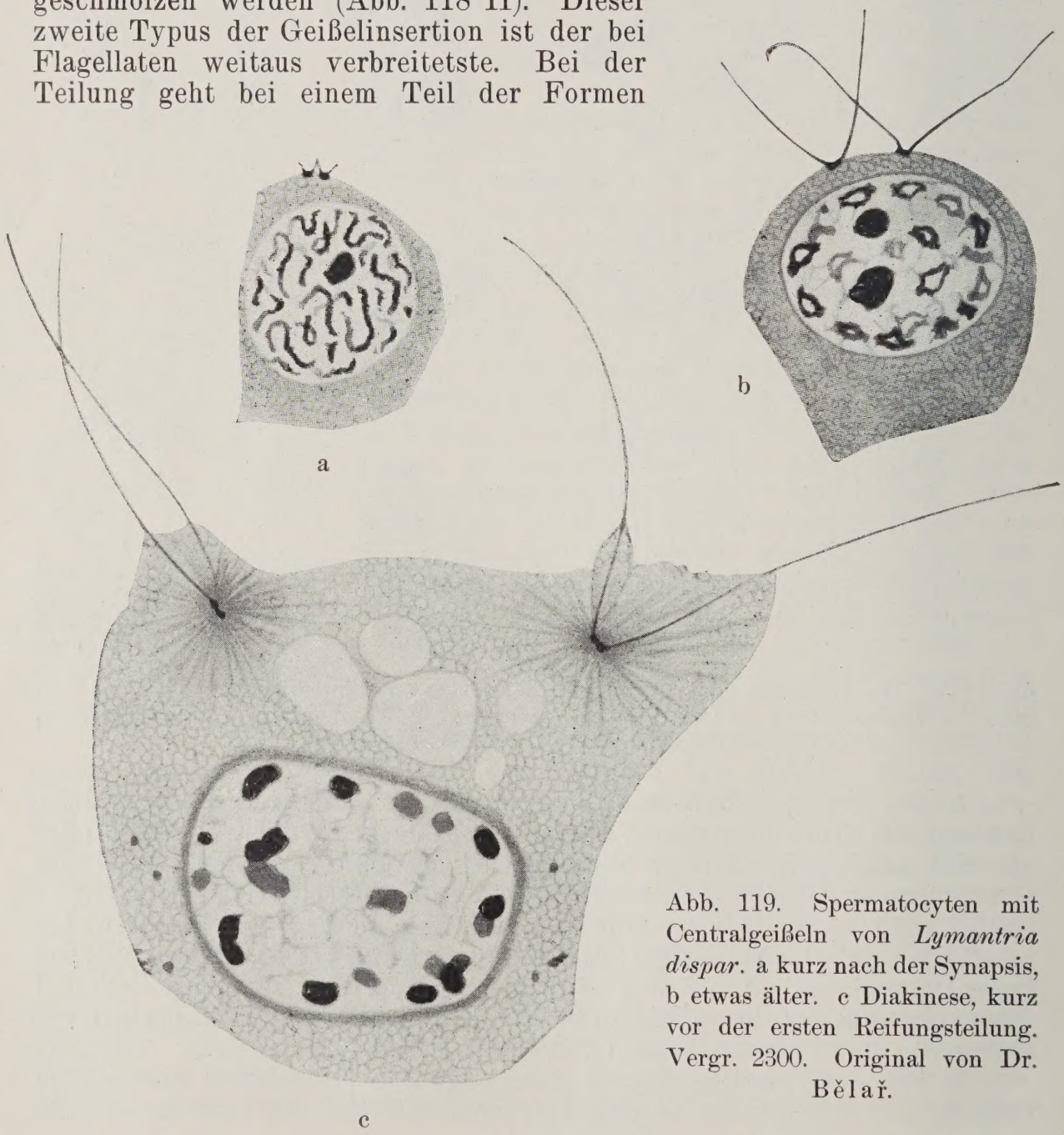


Abb. 119. Spermatocyten mit Centralgeißeln von *Lymantria dispar*. a kurz nach der Synapsis, b etwas älter. c Diakinese, kurz vor der ersten Reifungsteilung. Vergr. 2300. Original von Dr. Bělař.

die Geißel samt dem Basalkorn verloren, um dann von den beiden Tochterkernen aus wieder neu gebildet zu werden. Meistens aber ist das Basalkorn völlig unabhängig vom Kern und teilt sich selbständig, ja es kann sogar bei der Kernteilung die führende Rolle spielen und als Centriol der Kernspindel funktionieren, wie die Teilung von *Chilomastix aulastomi* (Bělař) zeigt. Die alten Geißeln werden hierbei von einem Tochtertier übernommen und in dem anderen von dem Basalkorn aus wieder neu gebildet. Die oben erwähnten Geißeln der Spermatocyten von Schmetterlingen reihen sich diesem Falle vollkommen an (Abb. 119).

Mit dieser Geißelgenese stimmt auch die Geißelbildung bei den Kragenzellen der Spongien nach den Untersuchungen von Minchin und Robertson überein, wie die beigefügte Abbildung (Abb. 120) zeigt.

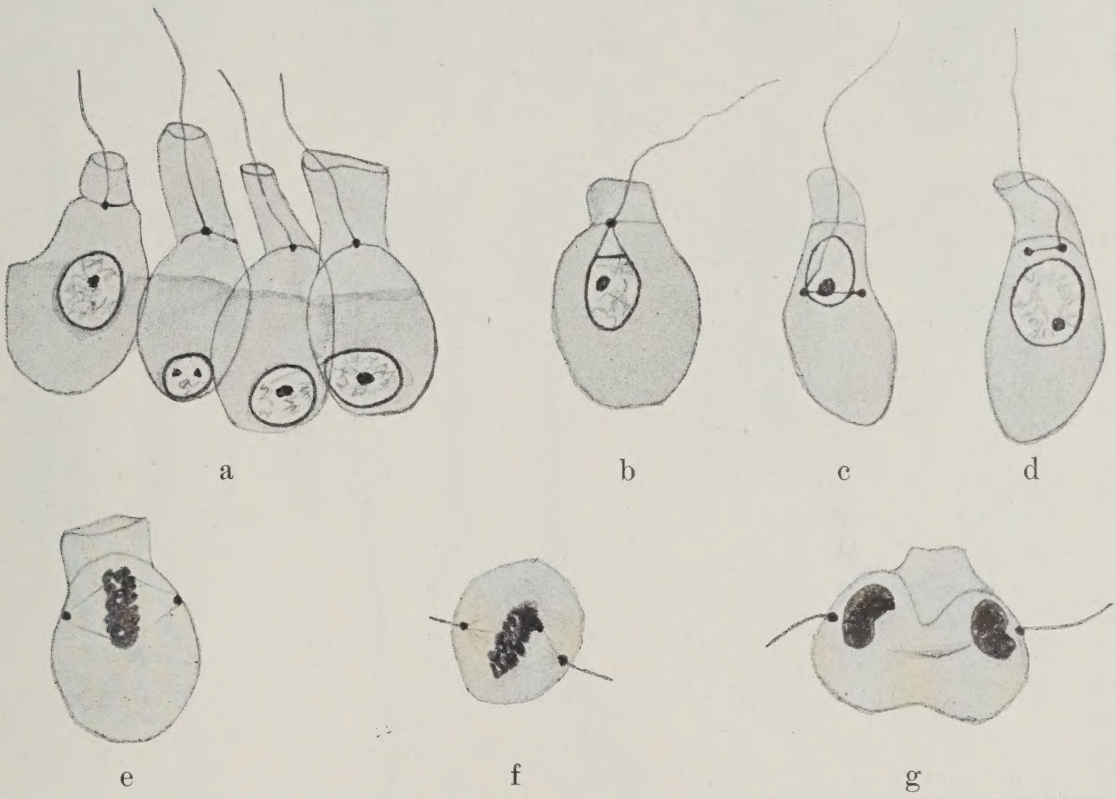


Abb. 120. Kragenzellen aus der Geißelkammer eines Schwammes. Die Geißeln (e) entspringen von Basalkörperchen (a), die bei der Mitose (b—g) als Centriole fungieren. Nach Robertson und Minchin.

3. Von besonderem Interesse ist der dritte Typus, den Schaudinn für die Trypanosomen angegeben hat. Hier entspringt, wie beim zweiten Typus, die Geißel aus einem Basalkorn, das seinerseits häufig durch einen Rhizoplasten mit einem größeren kernartigen Gebilde, dem sogenannten Blepharoplasten oder Geißelkern, in Verbindung steht, der sich neben und unabhängig von dem eigentlichen Hauptkern findet (Abb. 120 III). Nach Schaudinns Angaben soll der Blepharoplast durch heteropole Teilung aus dem Hauptkerne hervorgehen und seinerseits durch heteropole Durchschnürung das Basalkorn liefern, während die Bildung der eigentlichen Geißel, wie bei den anderen Flagellaten, durch die Teilung des Basalkorns zustande komme. Die Geißel würde sich in diesem Falle als das Produkt der dritten Teilung des Centriols darstellen. Doch sind die Angaben von Schaudinn sehr umstritten und noch nicht endgültig bestätigt. Bei der Teilung

teilt sich der Hauptkern und Blepharoplast gesondert; die eine Geißel wird von einem Tochtertier übernommen, während das andere vom Blepharoplast aus ein neues Basalkorn und eine neue Geißel bildet.

Die hier vertretene Auffassung von der Genese des Geißelapparates der Flagellaten ist noch nicht allgemein anerkannt, und es muß

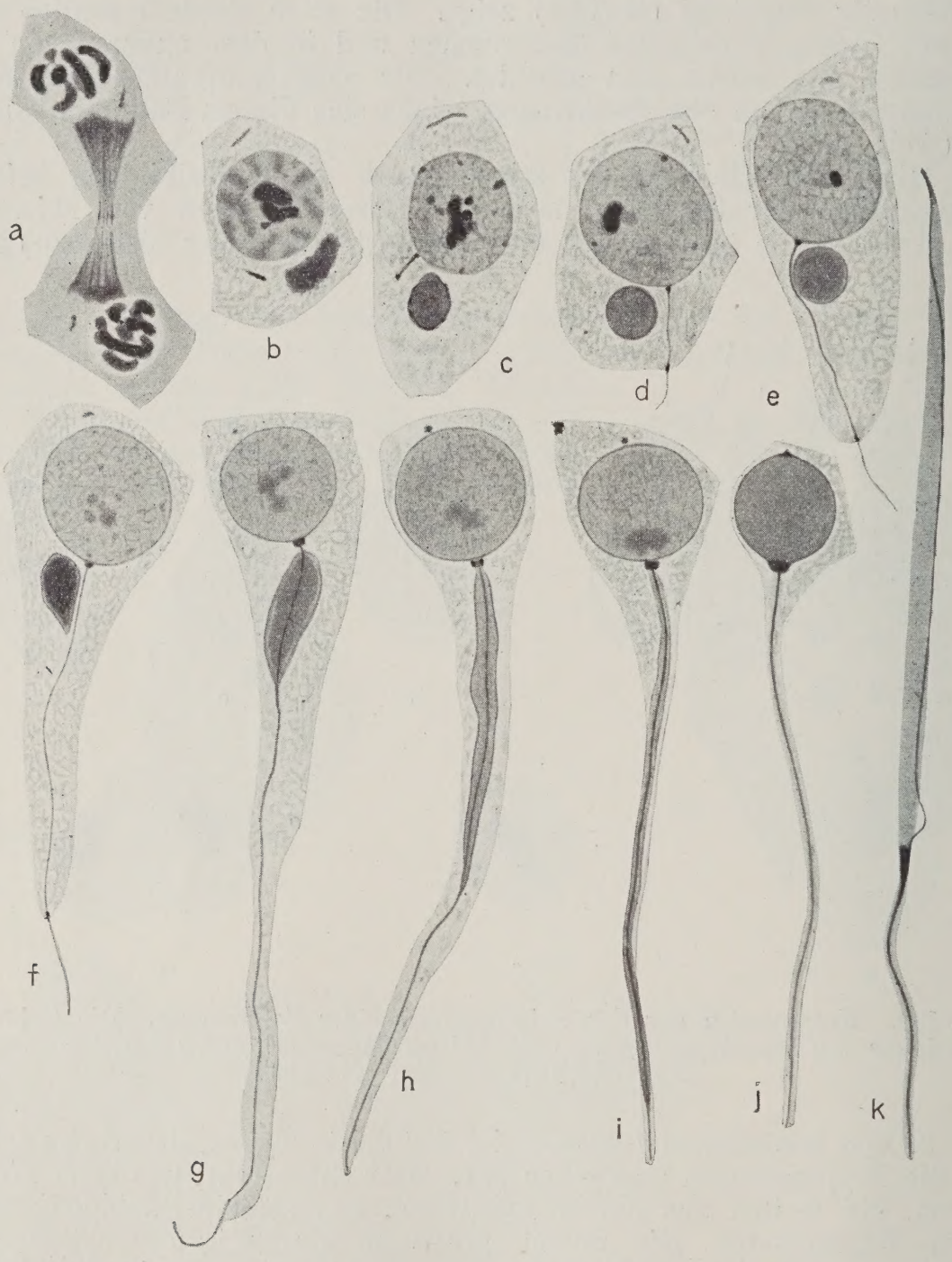


Abb. 121. Entwicklung des Spermatozoons von *Stenobothrus* sp. a letzte Teilung, Centriol geteilt; b—j Spermatide, Ausbildung des Achsenfadens; k Längsstreckung des Kopfes. Vergr. 1000. Orginal von Dr. Bělař.

zugestanden werden, daß bei der großen Schwierigkeit der Aufklärung dieser kleinen Verhältnisse manches noch nicht sicher erwiesen ist. Vor allem läßt sich meist kaum entscheiden, ob die Geißel durch eine richtige Teilung des Centriols resp. Basalkorns entsteht (Centrodesmose) oder ob sie von diesen Gebilden einfach auswächst, eine Frage, die allerdings vielleicht ziemlich nebensächlich ist, da zwischen bipolarer

Teilung eines Kornes unter Ausspannung eines Zwischenfadens und unipolarem Auswachsen eines Kornes zu einem Faden wohl kaum ein wesentlicher Unterschied besteht. Der Vorteil unserer Auffassung liegt vor allem darin, daß sie gestattet, alle vorliegenden Beobachtungen in einfachster Weise einheitlich zu verstehen.

Die gleiche Genese des Geißelapparates, die wir hier für die Flagellaten angegeben haben (und zwar der zweite Typus), findet sich offenbar auch bei den Schwärmern der Algen und Pilze, die ja die typi-

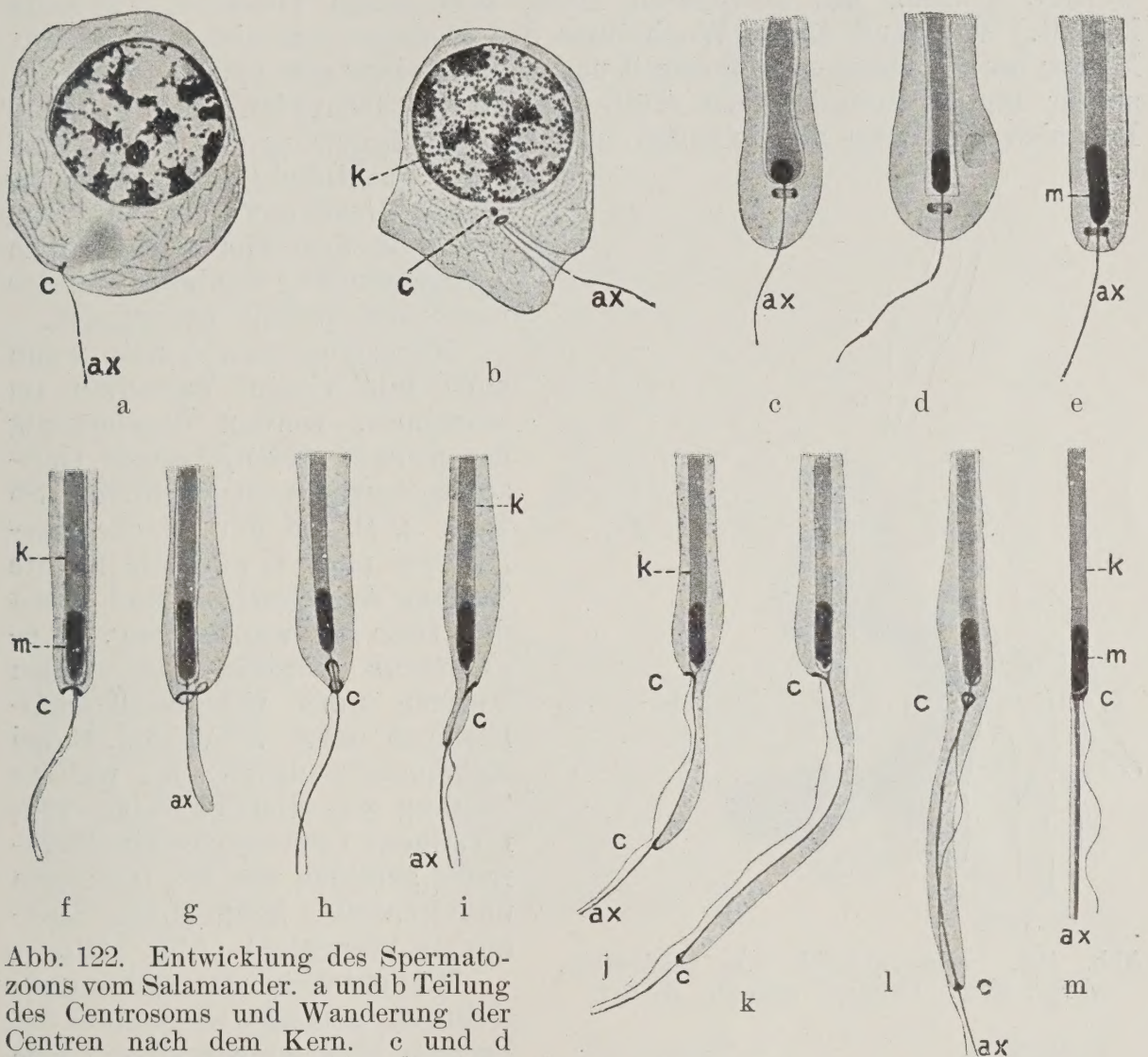


Abb. 122. Entwicklung des Spermatozoons vom Salamander. a und b Teilung des Centrosoms und Wanderung der Centren nach dem Kern. c und d Hinterende der Spermatide, die Ausbildung des Mittelstückes und das distale Centrosom mit Achsenfaden zeigend. e—l Desgleichen; Teilung des distalen Centrosoms und Ausbildung des Randfadens. m Reifes Spermium. *ax* Achsenfaden, *c* Centrosomen, *k* Kern, *m* Mittelstück. Nach Meves.

sche Flagellatenorganisation aufweisen (s. Abb. 108 S. 138). Aber auch die tierischen und pflanzlichen Spermien zeigen im Prinzip dieselbe Organisation und dieselbe Genese ihres Geißelapparates. Als ein besonders instruktives Beispiel der Genese des Geißelapparates sei hier die Entwicklung des Spermatozoons der Heuschrecke *Stenobothrus* geschildert (Abb. 121). In der Spermatide sehen wir hier neben dem Kern den aus den Mitochondrien hervorgegangenen sogenannten Nebenkern und das Centriol, welch letzteres bei den ganzen Vorgängen der Spermienbildung die Hauptrolle spielt. Es teilt sich zunächst heteropol in ein proximales Tochtercentriol, das sich dem Kern anlegt, hier be-

trächtlich heranwächst und schließlich Ringform annimmt, und in ein distales, das durch eine zwischen den beiden Tochtercentriolen sich ausspannende Desmose ganz an die Zelloberfläche gedrückt wird und nun durch das Weiterwachsen dieser Desmose die Zelle an diesem Pole zu einem spitzen Kegel auszieht (Abb. 121 b—d). Das distale Centriol bildet nun sehr frühzeitig an der Zelloberfläche noch einen kleinen hervorstehenden freien Schwanzfaden (Abb. 121 d). (Für einige Formen, z. B. Spinnen und Wanzen, ist nachgewiesen, daß auch dieses Endstück durch eine weitere Teilung des peripheren Teils, also durch Desmose, zustande kommt.) Während dieses Wachstums der Desmose hat sich der Nebenkörper um die Desmose eingestellt und sich zu einer erst spindelformigen, später langen zylindrischen Hülle um den Achsenfaden umgewandelt. Die sich am Kern abspielenden und zur Verlängerung des Kerns und zur Ausbildung des Spitzenstückes dienenden Umwandlungen haben in dem hier vorliegenden Zusammenhang weniger Interesse und seien deshalb übergangen.

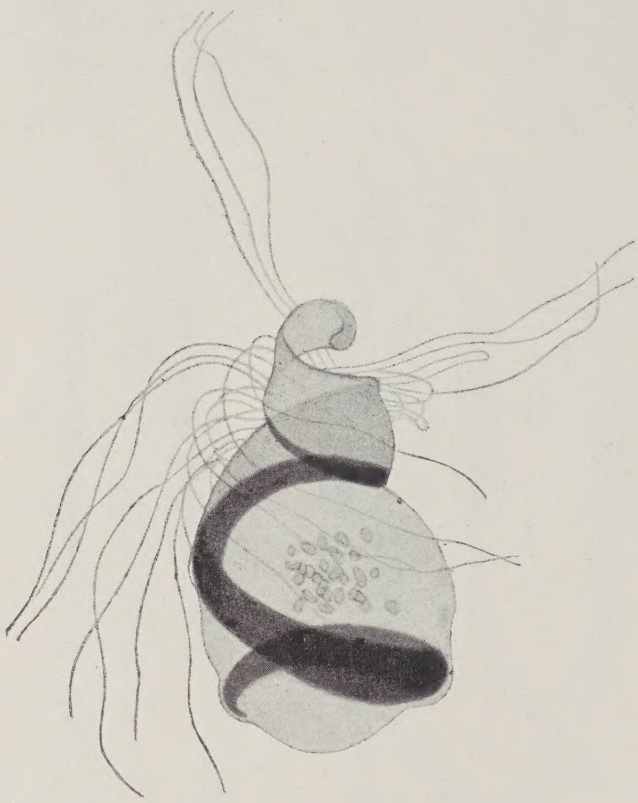


Abb. 123. Spermatozoid von *Adiantum*. Vergr. 3200. Original von Dr. Bělař.

Nach demselben Prinzip, wenn auch mit vielen Varianten im einzelnen, werden durchgängig die meisten fadenförmigen tierischen Spermatozoen gebildet. So fehlt z. B. bei der Wanze *Pyrrhocoris* nach Groß die zweite Teilung des Centriols und somit der freie Schwanzanhang. Andererseits kommen bei vielen Formen noch weitere Komplikationen dazu. So wird z. B. bei *Salamandra* durch eine weitere Teilung des distalen (hier ringförmigen) Centrosoms ein Randfaden gebildet, der den typischen undulierenden Saum dieses Spermiums verursacht (Abb. 122).

Wie aus dieser Darstellung ersichtlich, herrscht wenigstens im Prinzip eine vollständige Übereinstimmung mit der für die Flagellaten angegebenen Entstehung der Geißeln. Hier wie dort kann man auch mehrere Typen (durch ein- oder zweimalige Centrenteilung) der Geißelbildung unterscheiden.

Und die gleiche Übereinstimmung trifft auch für die Genese sowohl der zweigeißligen wie der mit einem spiral angeordneten Flimmerband ausgestatteten Spermatozoiden der Pflanzen zu, von denen speziell die letzteren durch die Vielheit der Geißeln unser Interesse verdienen (Abb. 123). Aus einem centrosomenartigen, oft mit einer Strahlung umgebenen Körper, der bei den spermatogenen Zellteilungen mitgeteilt wird und sich dabei an die Pole der Spindel stellt, entsteht schließlich durch Zerfall eine Anzahl Körner, die offenbar unseren Basalkörpern gleichzusetzen sind (Abb. 124). Dieselben ordnen sich in einer spiralen Reihe an und bringen noch tief im Innern der Zelle kleine Wimpern zur Ausbildung (Abb. 124 f.); erst nachträglich rückt das spiralige

Flimmerband an die Oberfläche des Spermatozoids. Strasburger, Webber u. a. haben gegen die centrosomale Natur dieses Gebildes Einwände erhoben, besonders weil sich in den sonstigen Zellen der betreffen-

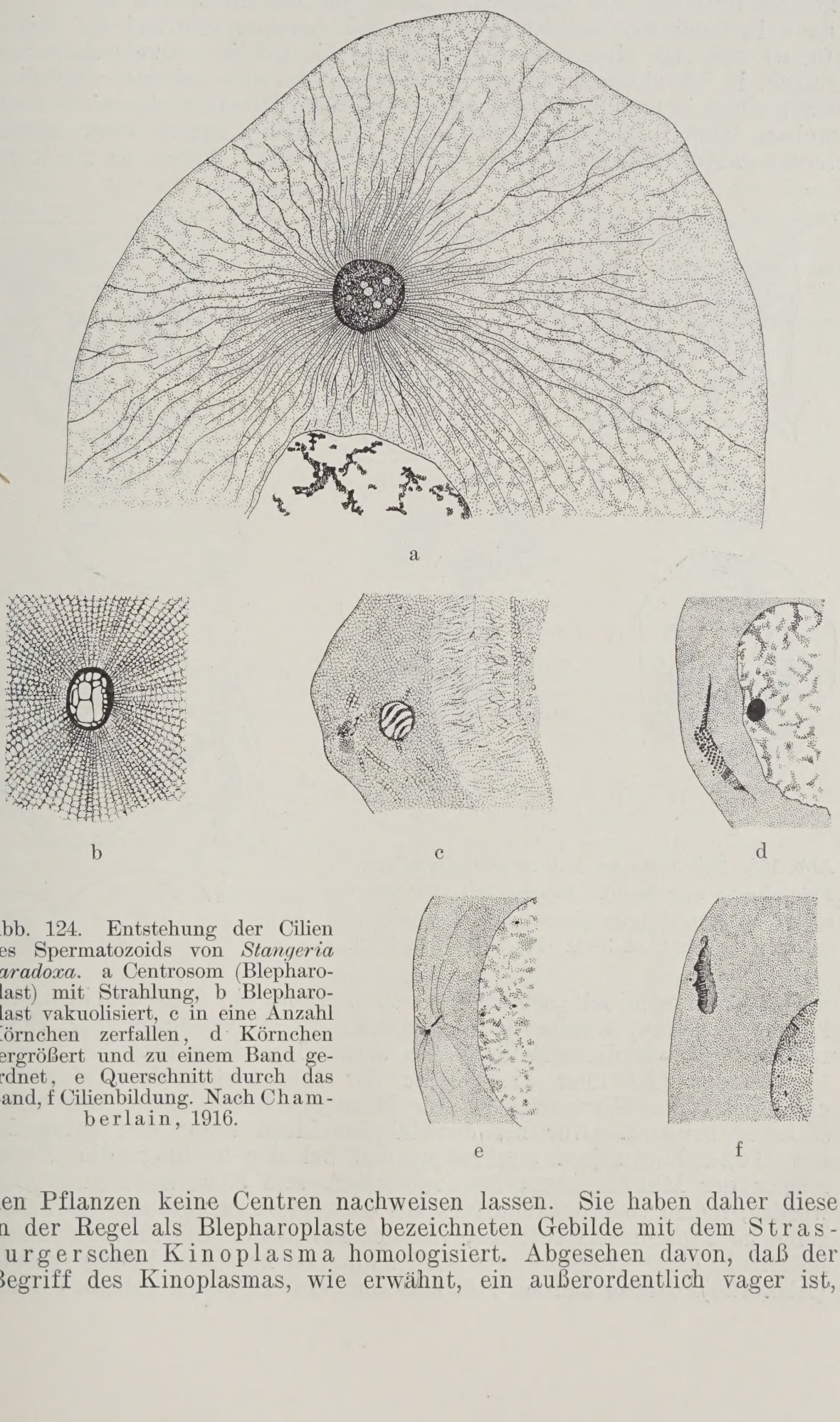


Abb. 124. Entstehung der Cilien des Spermatozoids von *Stangeria paradoxa*. a Centrosom (Blepharoplast) mit Strahlung, b Blepharoplast vakuolisiert, c in eine Anzahl Körnchen zerfallen, d Körnchen vergrößert und zu einem Band geordnet, e Querschnitt durch das Band, f Cilienbildung. Nach Chamberlain, 1916.

den Pflanzen keine Centren nachweisen lassen. Sie haben daher diese in der Regel als Blepharoplaste bezeichneten Gebilde mit dem Strasburgerschen Kinoplasma homologisiert. Abgesehen davon, daß der Begriff des Kinoplasmas, wie erwähnt, ein außerordentlich vager ist,

der heute keine Berechtigung mehr hat, scheint uns auch durch die neuen Untersuchungen von Allen die centrosomale Natur des Blepharoplasten sichergestellt. Wie die beigefügten Abbildungen (Abb. 125) zeigen, teilt sich das Centrosom durch eine Centrodesmose (b, c), tritt dann in deutliche Beziehung zu den Spindelpolen während der Mitose (d, e) und läßt sich von hier wiederum bis in die ruhende Zelle verfolgen, in der sie dann zu den Basalkörperchen sich auflöst. Daß diese Centrosome in anderen Zellen der betreffenden Pflanzen sich nicht nachweisen lassen, fällt nach dem, was wir über Centren noch kennen lernen werden, nicht so sehr ins Gewicht. Wir haben es somit bei

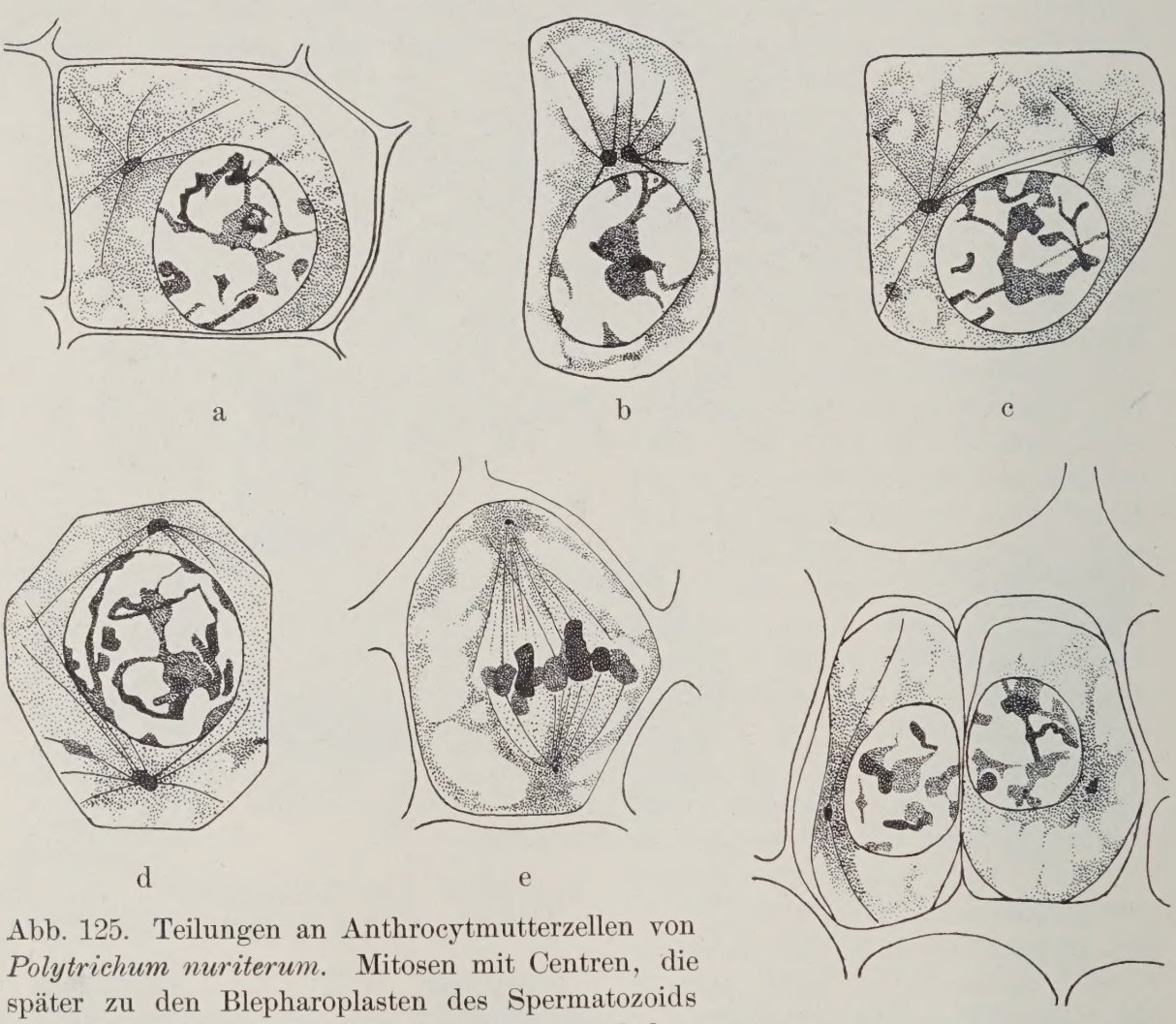


Abb. 125. Teilungen an Anthrocytmutterzellen von *Polytrichum nuriterum*. Mitosen mit Centren, die später zu den Blepharoplasten des Spermatozoids werden. Vergr. ca. 3800. Nach Allen, 1912.

diesen Bildungen mit echten Centren zu tun, die zunächst in Basalkörper zerfallen, welche dann ihrerseits die Wimpern bilden. Somit reihen sich auch diese Befunde den oben mitgeteilten an.

Dagegen ist über die Genese der Basalkörper der Infusoriencilien und der Flimmerzellen der Metazoen leider bisher nur wenig Sicheres bekannt. Nur bei den Tintinnoideen unter den Infusorien hat Géza Entz jun. angegeben, daß bei der Teilung die Basalkörper der Mundmembranellen vermutlich vom Kern aus neu gebildet werden, indem vom Makronucleus aus eine spiral angeordnete Körnchenreihe im Protoplasma entstehe, von der aus dann, noch im Entoplasma, innerhalb einer Vakuole der Cilienapparat zur Ausbildung gelangt (Abb. 126). Dieser Befund läßt sich somit bis zu einem gewissen Grade

den zuletzt mitgeteilten Verhältnissen an den Spermatozoiden der Farne anschließen, zumal wenn wir uns erinnern, daß bei den Protozoen die lokomotorische Komponente vielfach im Kern lokalisiert ist.

Auch die bisher vorliegenden, allerdings noch sehr unvollständigen Untersuchungen über die Genese der Flimmerepithelien haben noch keine sicheren Anhaltspunkte über eine Beziehung zu den Centren ergeben. Nur so viel steht fest, daß die Basalkörperchen vor der Bildung der Wimpern vorhanden sind. Nach Gurwitsch sollen sich die Basalkörperchen durch Verdichtung in dem Alveolarsaum bilden und von hier aus dann die Geißeln auswachsen. Dagegen gaben Benda und Ikeda für das Nebenhodenepithel des Menschen an, daß die Basalkörper im Innern der Zelle aus einem einheitlichen Körper entstehen und erst nachträglich an die Oberfläche wandern. Letztere Angabe würde sich wieder den Verhältnissen der Farnspermatozoiden und der Membranellenbildung bei Tintinnoiden anschließen und ließe sich somit eventuell im Sinne der centrosomalen Herkunft erklären. Gegen eine solche hat man jedoch die Tatsache angeführt, daß Flimmerzellen sich mitotisch zu teilen vermögen (Wallengreen, Ehrhard), wobei

Abb. 126. Entstehung der Basalkörper und Cilien der adoralen Membranelle bei *Tintinnopsis campanula* Ehrenberg. a und b Bildung der Basalkörner vom Kern aus. c Bildung der Membranelle von den Basalkörnern innerhalb einer Entoplasmavakuole. Vergr. ca. 1300. Nach G. Entz jun., 1909.

schon vorher neben den Basalkörpern vorhandene Diplosomen als Centren funktionieren. Auch nach der Teilung haben sich keine Beziehungen derselben zum basalen Wimperapparat nachweisen lassen. Die Befunde sind jedoch viel zu lückenhaft, um die Möglichkeit der Entstehung der Basalkörperchen aus dem Diplosom nach der Teilung in Abrede stellen zu können. Die Lenhossek-Henneguysche Theorie oder, vielleicht richtiger gesagt, die Schaudinnsche Theorie der Entstehung der Geißel- und Wimperapparate scheint uns daher, wenigstens hypothetisch, auch auf die Ciliaten- und Flimmerzellen anwendbar, wenn auch in diesen Fällen mit Nachdruck auf die großen Lücken in unseren Kenntnissen hingewiesen werden muß und somit andere Möglichkeiten nicht ausgeschlossen sind.

Trifft aber die Verallgemeinerung der Theorie das Richtige, dann zeigt sie nicht nur eine einheitliche Genese sämtlicher Geißel- und Wimperapparate im ganzen Tier- und Pflanzenreich, sondern sie würde auch in einheitlicher Weise das Zustandekommen der Statik der Flimmern verständlich machen. Bei den Teilungen der Centren entstehen feste Skelettfibrillen, Centrodesmosen. Stößt ein solcher Faden an die Zelloberfläche und wächst weiter, dann wird entweder die ganze Zelle in die Länge gezogen, wie wir das bei der Bildung der tierischen

Spermien kennen gelernt haben, oder es wird, falls das eine Ende in der Zelle fester verankert ist, nur ein dickerer oder dünnerer Plasmamantel bei dem Hervorwachsen der Zelle ausgestülpt. Soweit dieser Gelfaden im Innern des Flagellatenkörpers verläuft, wirkt er als festes, formgebendes Element, wie die Achsenstäbe, die vielfach nichts anderes sind als nicht freiwerdende, ganz im Innern der Zelle verlaufende Centrodesmosen. Wird die Fibrille jedoch länger, so daß sie die Oberfläche zu einem dünnen Überzug auszieht, so wird sie zur Geißel. Gerade der Umstand, daß bei Beginn der Geißelentstehung, wenn diese noch kurz ist — und das gilt für Flagellaten wie für Spermien — dieser vorgestoßene Plasmafortsatz erheblich dicker ist als bei vollendeter Geißelbildung (vielfach ist die erste Anlage der Wimper direkt als kleines Pseudopodium beschrieben), spricht im Zusammenhang mit der ganzen Genese zugleich auch für die oben vertretene Zusammensetzung der Geißelfäden aus einer festen axialen Fibrille und einem flüssigen Protoplasmamantel.

Mit dieser Darstellung ist allerdings schon zum Ausdruck gebracht, daß unsere Auffassung hinsichtlich der Funktion der Basalkörper und Centren sich prinzipiell von der Lenhossek-Henneguyschen Theorie unterscheidet. Wir erblicken in den Centren und Basalkörpern nur die Bildner fester Skelettfibrillen, die den statischen Funktionen des Geißelapparates dienen, keine motorischen Centren.

b) Bewegung und äußere Mechanik der Flimmern.

Ehe wir uns den eigentlichen Bewegungsvorgängen zuwenden, die sich an den einzelnen Geißeln abspielen sowie beim Zusammenwirken vieler Cilien sich ergeben, seien noch einige Beobachtungen von Verkürzung des ganzen Geißelapparates vorangeschickt, die mit dem feineren Bau und der Statik der Geißel im engsten Zusammenhang stehen. Goldschmidt fand bei der Mastigamöbe *Mastigella vitrea*, deren Geißel mit einer im Plasma verankerten einfachen Faserwurzel ausgestattet ist, daß der Geißelapparat durch die röhrenförmige Ansatzstelle (Basalapparat) ins Plasma zurückkehren werden und die Geißel dadurch erheblich verkürzt werden kann (Abb. 114 S. 141). Während im ausgestreckten Zustande sich die Geißel nur wenig aktiv bewegt, zeigte sie im verkürzten Zustande eine starke aktive Beweglichkeit. Durch diese Beobachtungen angeregt, hat Ehrhardt verschiedene Flimmerzellarten vergleichend in physiologischer Kochsalzlösung und in einer Flüssigkeit von größerer Viskosität (Kochsalzlösung + Kirschgummi) untersucht und konnte dabei nachweisen, daß die Flimmern mit Faserwurzeln nach Kirschgummizusatz sich wesentlich verkürzen, und zwar ergab sich für die Wimpern mit stärkeren Faserwurzeln eine durchschnittliche Verkürzung von 19,10 %, für diejenigen mit schwächeren Wurzeln eine solche von 12,35 % und für Flimmerzellen ohne Faserwurzeln gar keine Verkürzung. Die öftere Wiederholung des Versuches mit lebenden Zellen desselben Präparates ergab, daß der Vorgang reversibel ist und daß die Cilien sich in der Kirschgummilösung immer wieder verkürzen. Diese Beobachtungen und Versuche zeigen, daß die Möglichkeit der Verkürzung der Wimpern an das Vorhandensein der Faserwurzeln gebunden ist. Da gleichzeitig mit der Verkürzung auch ein Dickerwerden der Geißeln verbunden ist, während die Faserwurzeln stets gleich fein, dünn bleiben, so können diese

Beobachtungen zugleich als ein weiterer Beweis für die Zusammensetzung der freien Wimpern aus fester Achse und flüssiger Plasmahülle angesprochen werden.

Die Bewegung der einzelnen Wimpern selbst, zu deren Schilderung wir jetzt übergehen, sind so mannigfaltig, daß es zunächst schwer erscheint, sie auf gewisse Typen zurückzuführen. Man hat zwar 5—6 derartiger Typen aufgestellt, die aber auch nur einige besondere Spezialfälle herausgreifen und den mannigfachen Variationen und Kombinationen, die zu beobachten sind, nicht gerecht werden. Die Mannigfaltigkeit wird dadurch noch erhöht, daß die einzelne Geißel selbst plötzliche Änderungen ihres Bewegungsmodus auszuführen vermag. Dazu kommt, daß die früheren Untersuchungsmethoden mit gewöhnlicher mikroskopischer Beobachtung in der Regel auf die Untersuchung absterbender oder durch Gelatine usw. in ihrer Bewegung behinderter Individuen angewiesen war, weil bei normaler Geschwindigkeit die Cilie für das Auge nicht wahrnehmbar ist. Erst die Einführung der Dunkelfeldbeleuchtung vermochte mehr Klarheit zu schaffen, wie die Untersuchungen von Reichardt, Ulehla, Buder und Metzner gezeigt haben. Vor allem Metzner verdanken wir eine eingehende Analyse der äußeren Mechanik der Geißel- und Wimperbewegung, und wir werden uns daher hauptsächlich seinen Ausführungen anschließen.

Je nach dem mechanischen Effekt der Bewegung lassen sich zwei Formen der Cilientätigkeit unterscheiden. Bei Formen mit polar angeordneten Geißeln werden von denselben in der Regel nur mehr oder minder regelmäßige Rotationskörper umschwungen, die man mit der Wirkung einer Schiffsschraube vergleichen kann. Bei Vorhandensein von vielen in Reihen angeordneten Wimmpern mit seitlicher Anordnung erfolgt die Bewegung dagegen in einer bestimmten Ebene mit kräftigem Vorschlag und schwächerem Rückschlag, woraus eine Ruderwirkung resultiert.

a) Rotierende Cilien. Bütschli hatte bereits 1889 auf Grund theoretischer Überlegungen die Wirkung der Geißeln analog einer Schiffsschraube oder einem Propeller angenommen, wobei er sich vorstellte, daß die Geißeln infolge einer in ihnen spiral verlaufenden „Kontraktionslinie“ schraubig gekrümmt seien und daß die Geißel durch die Umwanderung dieser „Kontraktionslinie“ in Rotation gerät. Durch theoretische Überlegungen und sehr sinnreiche Modellversuche hat nun Metzner die Richtigkeit der Theorie geprüft. Er ging dabei von dem richtigen Gedanken aus, daß in der Beurteilung der Bewegung nicht nur die in den Geißeln wirkenden Kräfte, sondern auch der ihrer Bewegung entgegenwirkende Wasserwiderstand und die Form des sie tragenden Körpers von großer Bedeutung ist.

„Die Modellversuche wurden derart angestellt, daß verschieden gestaltete, mehr oder minder elastische Drähte als Geißeln innerhalb eines Wassertroges durch einen Motor in rasche Drehung versetzt wurden. Mit Hilfe seitlich beleuchteter, in der Flüssigkeit schwebender winziger Gasbläschen (elektrolytisch erzeugt), konnten dann die vom Modell erzeugten Flüssigkeitsbewegungen studiert werden.“ Mit diesen Strömungsbildern und den Formen der Schwingungsräume wurden dann die Verhältnisse am lebenden Objekt verglichen. „Die von den Geißeln erzeugten Strömungen ließen sich im Dunkelfeld oft sehr schön durch Zufügung kolloidaler Suspensionen, oft auch durch die beim Zer-

drücken von Infusorien freiwerdenden feinen Plasmaeinschlüsse sichtbar machen."

Aus den theoretischen Überlegungen und den Modellversuchen ergab sich, daß „eine ausgiebige Ortsbewegung, auch ohne Schraubengestalt der Geißel, zustande kommen kann durch einfaches Umschwingen eines schlanken, kegelförmigen Raumes. In solchen Fällen geht die Geißel stets voraus. Bei größerer Biegsamkeit muß die Geißel passiv Schraubenform annehmen, die sich äußerlich von einer aktiv eingehaltenen Schraubenform nicht ohne weiteres unterscheiden läßt, dagegen Verschiedenheiten in der Wirkung zeigt. Besitzt eine stark rotierende Geißel Schraubenform, so ist bei rückläufiger Drehung der Geißelschrauben ebenfalls eine Bewegung mit der Geißel voran möglich. Ein Vorwärtsschwimmen mit der Geißel am Hinterende ist dagegen nur denkbar bei einer relativ starken Schraubengeißel mit rechtsläufiger Rotation. Je rascher die Bewegung erfolgt, desto schlanker werden die Schwingungsräume, desto regelmäßiger wird aber auch die Bewegung; während bei langsamer Bewegung Unregelmäßigkeiten der Kontraktion viel eher zur Geltung kommen.

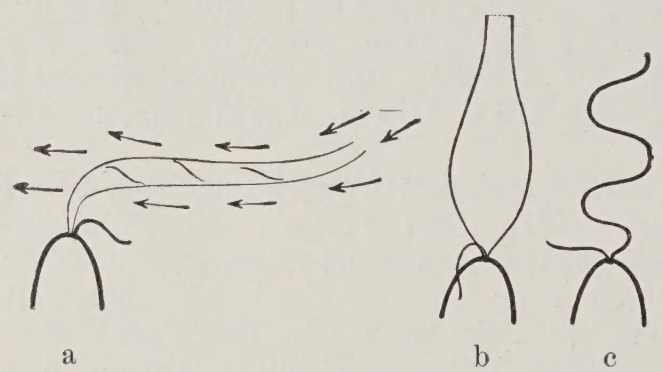


Abb. 127. Bewegung der Geißel von *Uroglena volvox*. Die Pfeile zeigen die Richtung der Flüssigkeitsströmungen an. Nach Metzner, 1923.

Mit den theoretischen Überlegungen und Modellversuchen stimmen nun die Beobachtungen an der Geißel im Dunkelfeld aufs beste überein. Und zwar konnte Metzner feststellen, daß bei den Flagellaten die reine Kegelschwingung vorherrscht; der Organismus saugt sich mit Hilfe der Geißel in das Wasser hinein, wobei der Querschnitt des Schwingungsraumes drehrund bis elliptisch, bis fast flächenförmig ist. Bei bandförmigen Geißeln muß, wie eine einfache Überlegung zeigt, der Schwingungsraum rein passiv eine elliptische Form annehmen, doch kann ein elliptischer Schwingungsraum auch durch aktive Tätigkeit der Geißel zustande kommen. Eine Schraubenwirkung im Sinne Bütschlis findet sich in der Regel bei Flagellaten nicht. Nur bei der Rückwärtsbewegung nach Reizen kann durch vorübergehende Steigerung der Rotationsgeschwindigkeit eine passiv schraubenförmige Gestalt und damit eine mäßige Fortbewegung mit nachfolgender Geißel erzielt werden.

Die Schilderung einiger Schwingungsräume von Flagellaten mag das eben Gesagte noch im einzelnen erläutern. Bei der Abb. 127a zeigt die Hauptgeißel von *Uroglena volvox* einen sehr schmalen Schwingungsraum, der bei abnehmender Schnelligkeit weiter ausgebaucht wird (b), um bei weiterer Verlangsamung endlich völlig zu schwinden (c); man sieht dann die Geißel selbst in unregelmäßig schlängelnder Bewegung. Die Abbildung zeigt gleichzeitig, daß bei diesem Objekt durch die Krümmung der basalen Geißelpartie die Lage des gesamten Schwingungsraumes aktiv verändert werden kann. Eine solche aktive Veränderung zeigt auch *Monas vivipara* nach Ulehla, der schon vor Metzner für eine große Anzahl von Flagellaten und Geißelschwärmern den Schwingungsraum im Dunkelfeld studiert und beschrieben hatte (Abb. 128).

Das folgende Bild von *Monas vulgaris* (Abb. 129) hat im Gegensatz zu den vorhergehenden keinen kreisförmigen, sondern einen ganz flachen elliptischen Schwingungsraum. Außerdem ist hier noch eine dauernde

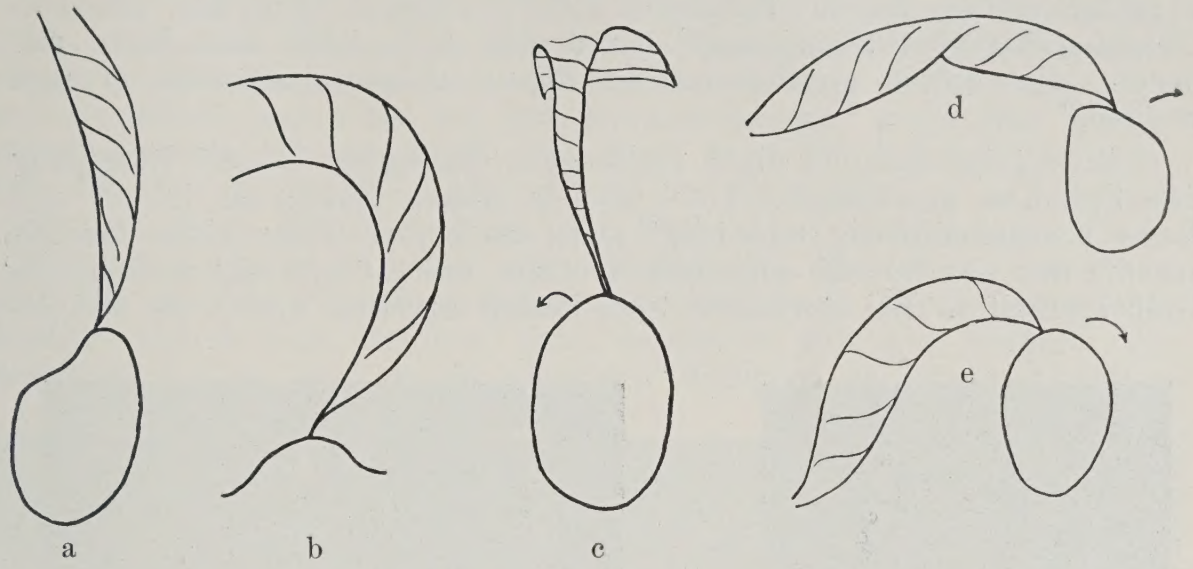


Abb. 128. Bewegung der Geißel von *Monas vivipara*. a und b Profilansicht des Lichtraumes. c plötzliche Abbiegung des Lichtraumes, Flächenansicht von der konvexen Seite. d, e Biegung des Lichtraumes zur Seite, Profilansicht, Lichtraum erweitert. Nach Ulehla, 1911.

Krümmung des Schwingungsraumes zu beobachten. „Die Bewegung erfolgt natürlich so, daß die Geißel vorangeht und den Körper nach sich zieht. Dabei rotiert auch der ganze Körper um seine Achse und die Schwimmbahn stellt sich dann meist als eine Spirale dar. Auch das ist eine Folge des Wasserwiderstandes. Die rotierende Geißel ist ja an keinem festen Widerlager befestigt und ein Teil des ihr entgegenwirkenden Widerstandes wird den Körper zu rückläufiger Rotation bringen. Schließlich wirken Asymmetrien des Körpers dahin, daß die Rotationsachse vielfach außerhalb des Körpers zu liegen kommt."

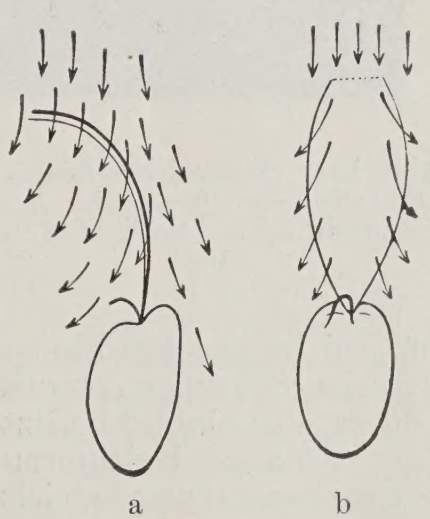


Abb. 129. Geißelbewegung von *Monas vulgaris*. Die Pfeile geben die Richtung der Flüssigkeitsströmungen an. Nach Metzner, 1923.

Eine Schraubenwirkung im Sinne Bütschlis ist bisher nur von Buder und Metzner für das Schwefelbakterium *Chromatium Okenii* nachgewiesen. Dieses große Bakterium ist unipolar begeißelt und schwimmt in der Regel mit rückwärts gerichteter Geißel (Abb. 130). Die derbe und verhältnismäßig lange Geißel, für die Buder wahrscheinlich gemacht hat, daß sie einen aus zahlreichen einzelnen verklebten Cilien bestehenden Geißelschopf darstellt, erscheint in der Ruhe als rechtläufige Schraube von ein bis zwei vollen Umgängen und behält diese Form auch während der Bewegung annähernd bei. „Der Schwingungsraum ist glockenförmig und genau drehrund. *Chromatium* kann nun seine Bewegungsrichtung auf Reize hin umkehren, und zwar dadurch, daß der Drehungssinn der Geißel einfach umgeschaltet wird. Dann

schwimmt also der Organismus mit der Geißel voran; der Schwingungsraum ist aber in diesem Falle kaum von dem ‚normalen' verschieden! Das ist, wie wir gesehen haben, nur dann möglich, wenn die Geißel in verhältnismäßig starrer Schraubengestalt rotiert. Die am lebenden Objekt erhaltenen Strömungsbilder decken sich auch aufs beste mit denen, die durch gleichgestaltete dünne Aluminiumdrähte erzeugt werden."

Als letztes Beispiel einer rotierenden Bewegung sei die Bewegung der Spirillen geschildert. Der Körper dieser Bakterien ist in der Regel schraubenförmig und trägt meist an beiden Polen einen Geißelschopf, der aus 20—25 einzelnen Geißeln besteht und als einheitliche Geißel arbeitet. Bei normalem Schwimmen arbeiten nun beide Geißel-

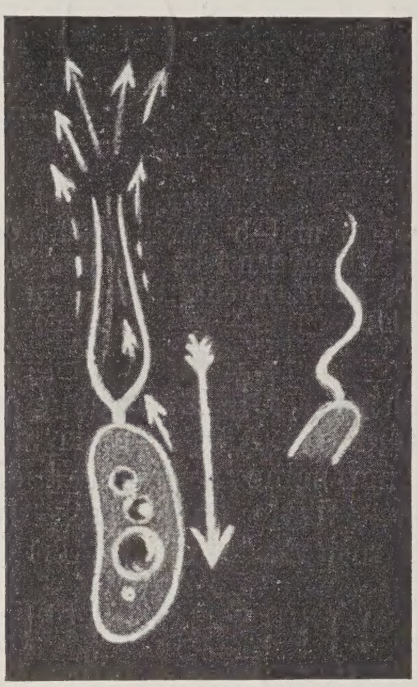
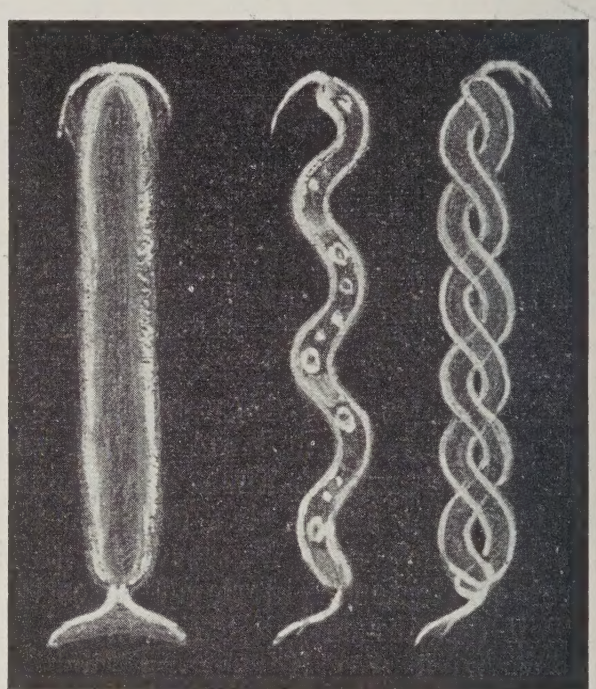


Abb. 130. *Chromatium Okenii* bei Dunkelfeldbeleuchtung, im Körper Schwefeltropfen. Nach Metzner, 1923.



a b c

Abb. 131. *Spirillum volutans* bei Dunkelfeldbeleuchtung. a und b während des Schwimmens, c ruhend. Nach Metzner, 1923.

büschel im gleichen Sinn und mit gleicher Kraftentfaltung. Der jeweils vordere Schwingungsraum bildet eine nach hinten geöffnete breite Glocke, der hintere besitzt je nach dem physiologischen Zustande breite oder schlanke Kelchform (Abb. 131). Auf Reize hin werden beide Schwingungsräume gleichzeitig „umgeklappt", worauf natürlich Bewegungsumkehr erfolgt. „Der mechanische Effekt der Geißelbewegung ist bei Spirillen vorwiegend in der Erzeugung der gegen die Geißeldrehung rückläufigen Körperdrehung zu sehen. Diese ist denn auch bei lebhaftem Schwimmen so rasch, daß die Konturen des Körpers ebenfalls in einem ‚Schwingungsraum' verschwinden. (Genauere Messungen zeigen, daß der Körper ungefähr 13 Umdrehungen in der Sekunde ausführt bei gleichzeitig 26 Umdrehungen der Geißel.) Infolge seiner spiraligen Form schraubt sich dabei der Körper in das Wasser hinein, und es liegt auf der Hand, daß die Gestalt der Körperschraube für den Wirkungsgrad dieser indirekten Fortbewegung maßgebend ist."

b) Rudernde Cilien. Die rudernden Cilien finden sich regelmäßig dort, wo viele Cilien in mehr oder minder engem Verband zusammenarbeiten, nur vereinzelt auch bei einzeln stehenden Geißeln. Die Bewegung erfolgt annähernd in einer Ebene, und man kann den mechanisch wirkenden Schlag von den meist langsamen Rückschwingungen unterscheiden. Der mechanische Effekt des Schlages muß natürlich bedeutend größer sein, als der des Rückschwunges, wenn eine Ruderwirkung zustande kommen soll. Das kann entweder dadurch geschehen, daß der Schlag rascher erfolgt als der Rückschwung, andererseits aber auch dann eintreten, wenn der Widerstand während des Rückschwunges geringer ist. Der erste Modus läßt sich nach Verworn sehr gut an den Flimmerblättchen der Ctenophore *Beroe* beobachten; dieselbe eignet sich insofern ganz besonders für das Studium der rudernden Cilien, als hier die einzelnen Wimpern zu Wimperblättchen

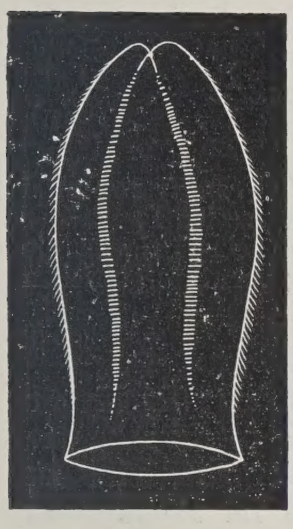


Abb. 132.

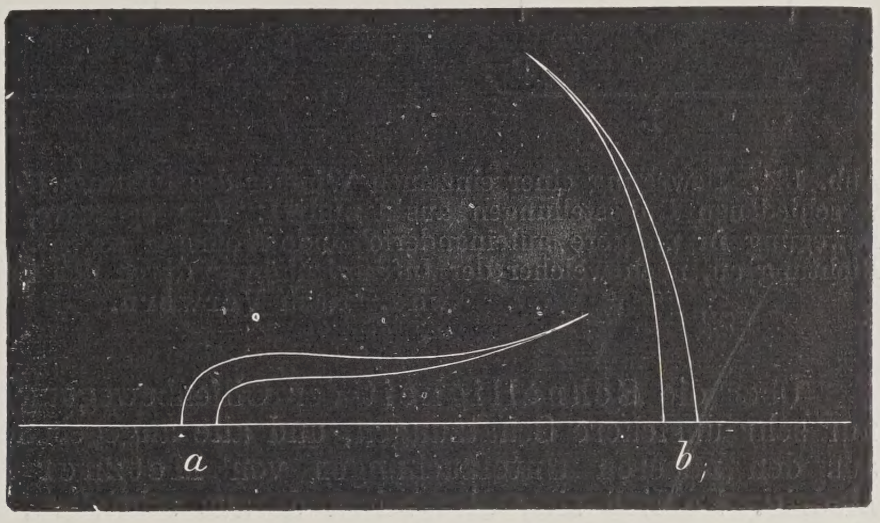


Abb. 133.

Abb. 132. *Beroe ovata* mit den vier Flimmerplättchen der einen Seite. Nach Verworn.

Abb. 133. Schwimmplättchen von *Beroe*, Profilansicht. a in Ruhelage, b in extremer Schwimmlage. Nach Verworn.

vereinigt sind, die in 8 Längsreihen hintereinander angeordnet sind (Abb. 132); jedes einzelne Wimperblättchen kann infolge des vollkommen synchronen Schlagens der einzelnen Wimpern wie eine einzelne Wimper betrachtet werden. In der Ruhelage sind die einzelnen Wimperblättchen, im Profil betrachtet, dem Körper flach angelegt, wobei sie zwei Krümmungen zeigen, eine stärkere an der Basis und eine schwächere am distalen Ende. Führt das Blättchen einen Schlag aus, so streckt sich die Wimper, von der Basis beginnend, wie die Abb. 133b zeigt. In der regressiven Phase geht das Blättchen wieder in seine Ausgangsstellung, jedoch viel langsamer, zurück. Der zweite oben genannte Fall findet sich bei Infusorien (Abb. 134), und Metzner hat ihn auch für die Bewegung der Cilien der Spermatozoiden von *Adiantum cuneatum* nachgewiesen (Abb. 135). Während des Schlages, Phase 1—4, bleibt die Wimper ziemlich starr und bewegt sich hauptsächlich in der nächsten Nähe der Basis. Auch der Rückschwung macht sich hier bemerkbar (Phase 5—6). Eine Kontraktionswelle läuft von der Basis distalwärts und zieht das offenbar passiv nachschleppende Ende in die Aus-

gangsstelle zurück. Während also während des Vorschwungs die Cilien in ganzer Länge wirksam waren, wird hier durch die Veränderung des Angriffswinkels eine Widerstandsverminderung erzielt. Dieser letzte Modus der Ruderbewegung scheint am verbreitetsten zu sein.

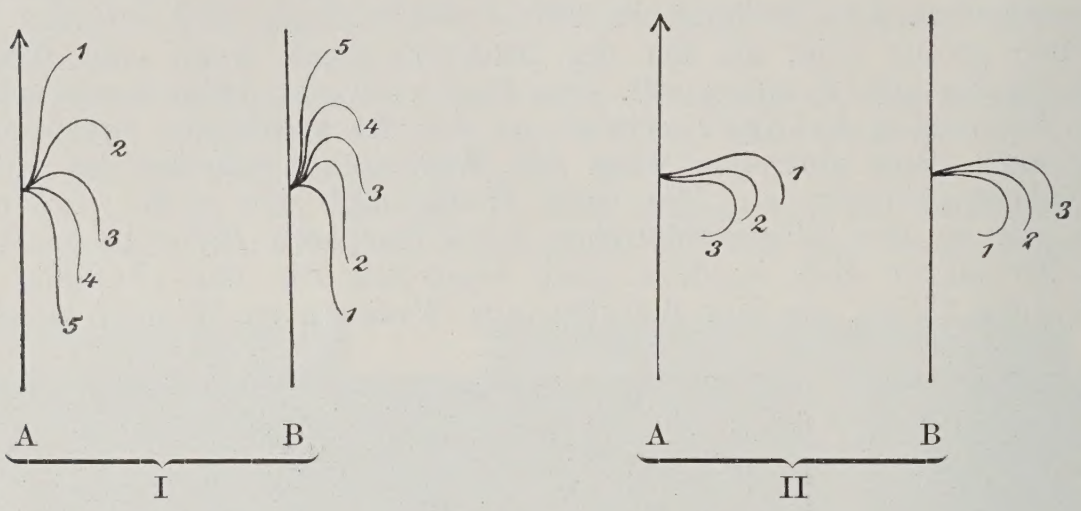


Abb. 134. Bewegung einer einzelnen Wimper des Infusors *Urostyla grandis* von zwei verschiedenen Ruhestellungen aus I und II. A progressive, B regressive Phase der Bewegung in mehrere aufeinanderfolgende Momente zerlegt. Die Pfeilspitze gibt die Richtung an, nach welcher der Infusorienkörper durch den Schlag vorwärts getrieben wird. Nach Verworn.

Über die Schnelligkeit der Cilienbewegung besaßen wir bisher nur sehr unsichere Schätzungen, und alle angegebenen Zahlen sind, wie aus den neueren Untersuchungen von Metzner hervorgeht, viel zu niedrig. Es ließ sich dies schon daraus schließen, daß im Dunkelfeld die Geißel nicht selbst zu sehen ist, sondern nur der von ihr umschwungene Lichtraum. Damit ein homogener Lichtraum entsteht, müssen aber schon 10 Umdrehungen in der Sekunde erfolgen. Genauere

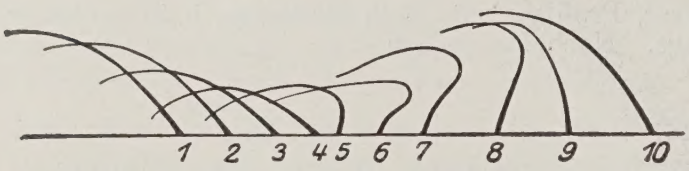


Abb. 135. Ruderschlag einer Cilie der Spermatozoiden von *Adiantum cuneatum*. Nach Metzner, 1923.

Messungen hat neuerdings Metzner auf stroboskopischem Wege im Dunkelfelde ausgeführt. „Das von der Bogenlampe kommende Licht wurde durch eine mit meßbarer Geschwindigkeit rotierende Schlitzscheibe rhythmisch abgeblendet. Arbeitet die Cilie physikalisch exakt, so muß bei Gleichheit von Schlag und Lichtbrechung scheinbar Stillstand eintreten.“ Folgende Liste nach Metzner gibt eine Reihe von Angaben über die Schnelligkeit der Cilienbewegung wieder:

I. Rotierende Geißeln.

a) Geißelschöpfe

von *Chromatium Okenii* . . .	40—60	Umdr./Sek.
„ *Spirillum volutans* . . .	37—40	„
„ „ *tenue*	75—90	„

b) Einzelgeißeln
von *Uroglena volvox* . . . . 36—40 Umdr./Sek.
„ *Anthophysa vegetans* . . . 36—40 „

II. Rudernde Cilien.

a) Ruderwimpern
von *Hexamitus crassus* . . . 2—3 Schläge/Sek.
b) Körperwimpern
von *Opalina ranarum* . . . . 13 „
„ *Paramaecium caudatum* . . 10—11 „
„ *Spirostomum ambiguum* . . 10—11 „
„ *Colpidium colpoda* . . . . 10 „
c) Flimmerepithel vom Frosch . . . 13—17 „
d) Peristomwimpern
von *Paramaecium caudatum* . . 22—28 „
„ *Vorticella convallaria* . . . 28 „
„ *Stylonychia mytilus* . . . 28 „
„ *Stentor coeruleus* . . . . 28 „
„ *Epistylis plicatilis* . . . . 24—27 „
e) Spermatozoiden
von *Adantium cuneatum* . . . 20 „

Beim Vergleich der Zahlen fällt auf, daß die rotierenden Geißeln entschieden rascher arbeiten als die rudernden Cilien. Am langsamsten und unregelmäßigsten bewegen sich die rudernden vorderen Geißeln von *Hexamitus* u. a. Unter den rudernden Wimpern zeigen die metachron schlagenden Wimpern der holotrichen Infusorien und des Flimmerepithels der Metazoen wiederum im Durchschnitt geringere Werte (10 bis 17 Schläge), im Gegensatz zu den synchron schlagenden Membranellen der Peristomwimpern.

Durch das Zusammenwirken vieler einzelner Wimpern werden natürlich die Bewegungsmöglichkeiten für den ganzen Zellorganismus ganz außerordentlich erhöht. Trotzdem finden wir in dem Bewegungsmodus der verschiedenen Infusorien und der sonstigen mit rudernden Wimpern ausgestatteten Organismen, wie den schon genannten Ctenophoren und den vielwimperigen Spermatozoiden der Farne, eine nur begrenzte Anzahl von Bewegungsmöglichkeiten. Dieselbe ist bedingt durch das koordinierte Zusammenwirken der einzelnen Wimpern. Sie schlagen nämlich — das findet sich jedoch nur bei kleineren Verbänden, z. B. den Wimpern einer Querreihe, wie den Membranellen bei Infusorien und den Wimperblättchen von *Beroe* — völlig synchron oder aber — und das ist bei der weitaus größten Mehrzahl der Fall — metachron, in der Weise, daß die Bewegung z. B. am Vorderende bei einer Cilie beginnt und dann nach rückwärts jede folgende Cilie mit einem regelmäßigen Zeitintervall, noch ehe der Rückschlag der Vordercilie erfolgt ist, nachfolgt. Von der Längsseite gesehen bietet eine solche Wimperreihe dann das Bild eines wogenden Ährenfeldes dar (Abb. 136 a). Bei den synchronen Bewegungen mehrerer Cilien handelt es sich, wie schon erwähnt, meist nur um kleinere Cilienverbände, die in einer Reihe stehen und oft durch basale Strukturen eng miteinander verbunden sind, ja, vielfach sind hierbei die einzelnen Geißeln zu einer richtigen Platte miteinander verklebt. Die metachrone Bewegung ist

weitaus am häufigsten. Sie findet sich bei sämtlichen Infusorien und Flimmerzellen. Doch kann vielfach an dem gleichen Organismus synchrone und metachrone Bewegung der einzelnen Wimpern gleichzeitig beobachtet werden, indem die in den Querreihen angeordneten Cilien synchron, die in Längsreihen dagegen metachron schlagen.

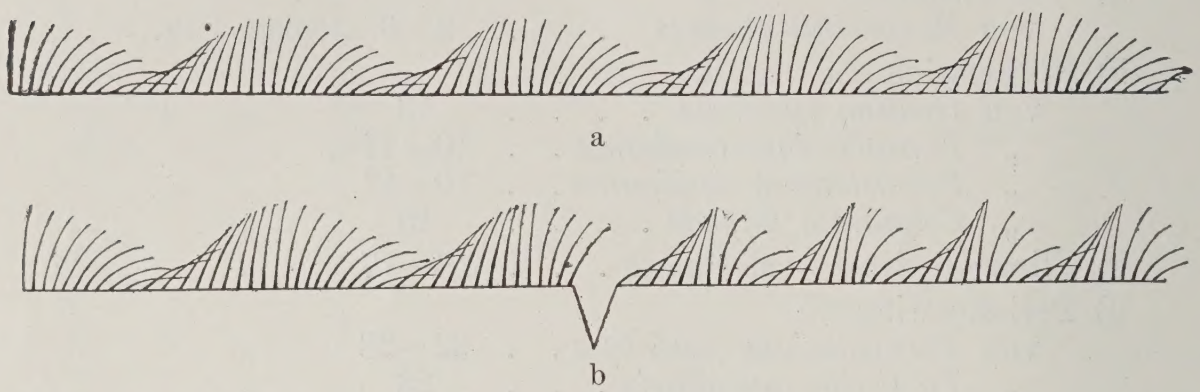


Abb. 136. a Intakte Wimperreihe mit ungestörter Metachronie des Wimperschlages. Die oberste Wimper gibt den Rhythmus an und die übrigen folgen im selben Rhythmus nach. b Wimperreihe, die in der Mitte durch einen Einschnitt in zwei Hälften getrennt ist. Jede Hälfte schlägt im eigenen Rhythmus. Nach Verworn.

Von großem Interesse ist die Übertragung der Reizleitung von einer Cilie auf die andere, die man für das Zustandekommen der synchronen rhythmischen Bewegung voraussetzen muß. Man nimmt in der Regel an, daß die basalen Strukturen hierbei die Hauptrolle spielen, daß aber auch vielfach eine direkte Übertragung des Reizes von einer Cilie auf die andere durch Berührung zustande kommt. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung erbringen Versuche von Verworn an Ctenophoren und Infusorien. Bei den Ctenophoren beginnt die Bewegung stets von dem vordersten Blättchen einer Wimperreihe und pflanzt sich von hier auf die hinteren weiter. Hält man nun ein Blättchen in der Mitte der Reihe fest, so laufen die Flimmerwellen von oben her nur bis zu dieser Stelle, während die nach hinten in derselben Reihe stehenden Blättchen keine Bewegung ausführen (Abb. 137). Trotz der Autonomie der einzelnen Flimmern herrscht hier eine weitgehende Abhängigkeit bei dieser rhythmischen koordinierten Bewegung.

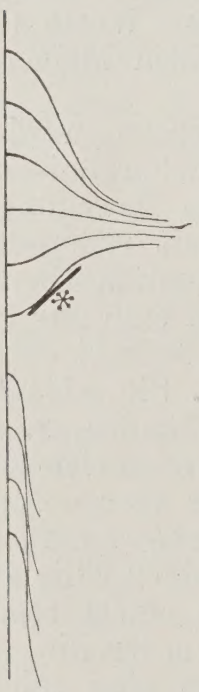


Abb. 137. Flimmerreihe einer *Beroe* von der Seite. Das Plättchen bei * ist mit einer feinen Lanzette durch Zurückbiegen fixiert, so daß es nicht schlagen kann. Infolgedessen laufen die Wimperwellen von oben her nur bis zu diesem Plättchen, während die abwärts davon gelegenen Plättchen stille liegen. Nach Verworn.

Die Übertragung geschieht in diesem Fall durch die direkte Berührung der Flimmern. Bei den Infusorien dagegen kann die Weiterleitung der Bewegung nur durch einen Einschnitt in die Pellicula unterbrochen werden (Abb. 136 b). Hier kann also nur das Ektoplasma für die Weiterleitung in Frage kommen.

Andererseits sind Fälle bekannt, in denen nicht nur die Cilien und die basalen Strukturen, sondern auch das Protoplasma die Reizleitung weiterführen kann. So haben wir früher gesehen, daß die Spirillen einen Reiz mit einem Umklappen des Schwingungsraumes der beiden endständigen Geißeln beantworten. Ein die Geißel an einem Pol treffender Reiz kann in diesem Falle nur durch das Protoplasma zu der am anderen Pole befindlichen Geißel geleitet werden.

c) Theorie der Geißelbewegung.

Über die innere Mechanik der Geißelbewegung wissen wir zurzeit nichts Sicheres und wir müssen uns hier mit hypothetischen Erörterungen begnügen. Nur so viel läßt sich aus den bisher bekannten Versuchen und Beobachtungen sagen, daß der Sitz der Geißeltätigkeit in der Geißel selbst liegt, daß die Bewegung autonom ist. Die Lenhossek-Henneguysche Theorie hat zwar die Ansicht aufgestellt, daß die

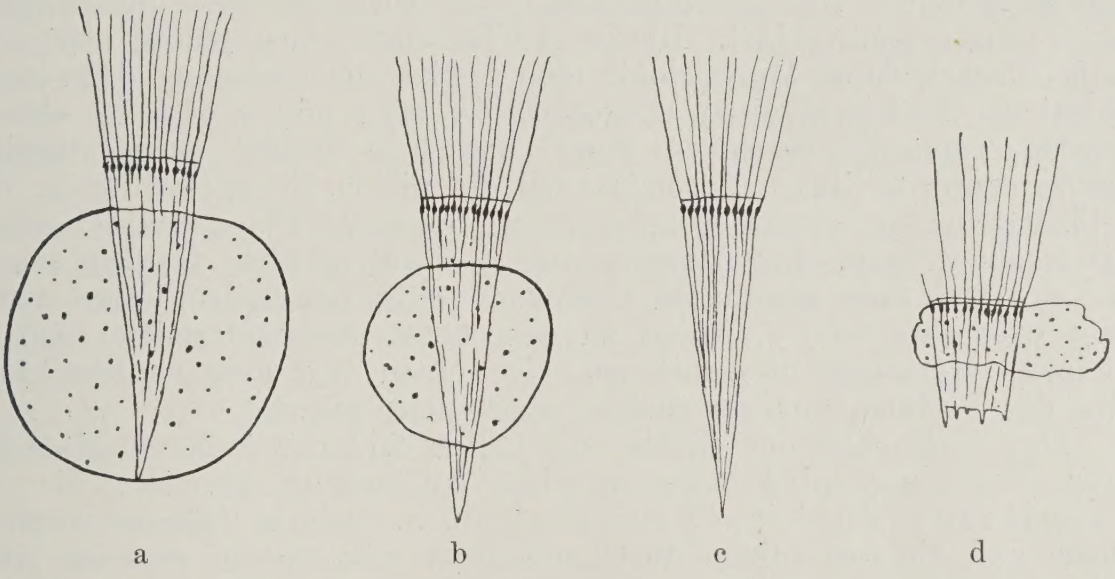


Abb. 138. Fetzen von Flimmerzellen aus dem Darm von *Anodonta*. Die feinen Flimmerhaare sind nach oben gerichtet und entspringen aus dem Saum von Basalkörperchen, von dem aus die Fäden des Wurzelkegels ins Innere der Zelle ziehen. Bei a und b hängt noch ein runder Tropfen von Protoplasma an dem Flimmerapparat, c stellt einen isolierten Flimmerapparat ohne differenziertes Zellprotoplasma vor und bei d ist ein Teil des Wurzelkegels abgetrennt. Alle Zellfetzen sind kernlos und zeigen noch Flimmerbewegung. Nach Peter aus Verworn.

Basalkörperchen ein kinetisches Zentrum für die Geißeln darstellen und hat dafür auch die Beobachtungen von Peter angeführt, daß abgerissene Flimmerzellen lebhafte Bewegungen auszuführen vermögen, solange die Basalkörperchen an ihnen erhalten sind (Abb. 138), während bei Ablösen der Wimpern ohne Basalkörperchen die Bewegung sofort eingestellt wurde. Wenn diese Beobachtung auch für einzelne Wimperarten zutreffen mag, so darf sie doch durchaus nicht verallgemeinert werden. Für eine Anzahl von Geißeln, speziell Protozoengeißeln, ist bekannt, daß sie auch ohne Geißelwurzeln sich noch zu bewegen vermögen, und Meves hat beobachtet, daß nach Durchtrennung der Spermatozoen des Meerschweinchens zwischen Mittelstück und Schwanz der letztere für sich allein noch beweglich ist. Die Tatsache der Autonomie der Geißelbewegung steht dagegen im besten Einklang mit einer Auffassung

der Geißelbewegung, die Buder neuerdings im Anschluß an seine Untersuchungen über die Bewegung der Geißel der Chromatien aufgestellt hat und der sich auch Metzner bis zu einem gewissen Grade angeschlossen hat. Wie wir oben gesehen haben, hat Buder wahrscheinlich gemacht, daß die Geißeln der Chromatien wahrscheinlich einen Geißelschopf darstellen, dessen Elemente wie in einem Kabel verseilt sind. „Lassen wir in Gedanken eines der elastischen Elemente, die es zusammensetzen, sich kontrahieren, so wird das zuvor gestreckte Kabel die Gestalt einer Schraube annehmen, und es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Weite und Steilheit ihrer Windungen vor allem abhängig sind erstens von der Größe der Kontraktion, zweitens von dem Ausmaße der Torsion der Elemente im Kabel. Nehmen wir nun an, daß sich alle Elemente nacheinander in rhythmischer Folge kontrahieren und wiederausdehnen, so wird die Kabelschraube rotieren und muß dabei die gleichen Erscheinungen zeigen, wie wir sie bei den Geißelschrauben der Chromatien erblicken" (Buder). Durch metachrones Arbeiten von einzelnen Elementen wird also hier die Tätigkeit der Gesamtgeißel erklärt. Dieser Auffassung stehen jedoch schon für Geißelbüschel, deren Morphologie eine gewisse Berechtigung dazu bietet, erhebliche Schwierigkeiten entgegen, da man mit Kolzoff als gesicherte Tatsache annehmen kann, daß jede Geißel einen flüssigen Plasmamantel besitzt und somit auch die vielen Einzelfibrillen in dem Geißelbüschel in einem gemeinsamen flüssigen Plasmamantel eingebettet sein werden. Ihre Übertragung aber auf einfache Geißeln scheint uns aus den eben genannten Gründen völlig unmöglich. Man müßte dann wiederum eine Zuflucht zu dem üblen Auskunftsmittel von besonderen Metastrukturen nehmen. Im einen wie dem anderen Falle wird das Problem nur verschoben, aber nicht gelöst.

Den Tatsachen der Statik der Cilien wie der äußeren Mechanik ihrer Bewegung wird dagegen eine Auffassung gerecht, die von Gurwitsch, Pütter, Prowazek u. a. schon früher vertreten wurde und die neuerdings durch den oben mitgeteilten exakten Nachweis der Zusammensetzung der Flimmern aus einer festen Skelettfibrille und einem flüssigen Protoplasmamantel noch eine sicherere Basis erhalten hat. Danach wäre dasselbe Prinzip, das, wenigstens der Hauptsache nach, der Protoplasmabewegung zugrunde liegt, auch die Ursache der Flimmerbewegung. Das nackte flüssige Geißelplasma liefert (wie bei der Amöbenbewegung) durch Änderung der Oberflächenspannung die Bewegungsenergie; es ist das aktive kontraktile Element. Die im Vergleich zur Masse außerordentlich große Oberfläche, die hierbei in Betracht kommt, würde völlig genügen, um den erheblich größeren mechanischen Effekt der Flimmerbewegung gegenüber der Pseudopodiumbewegung zu erklären. Dadurch daß aber das kontraktile flüssige Plasma durch die Kohäsion mit einer festen Skelettfibrille innig verbunden ist, wird die sonst ungeordnete Pseudopodienbewegung in eine bestimmte Bahn, in die Richtung des Achsenfadens, gelenkt. Die Folge ist eine seitliche oder schraubige Verbiegung der Geißel, der nun die Elastizitätskräfte der aus seiner Gleichgewichtslage verbogenen Axialfibrille antagonistisch entgegenwirken. Aus dem Zusammenwirken der beiden Geißelkomponenten kann somit ein komplizierterer Mechanismus resultieren, die schwingende oder rotierende geordnete Bewegung der Geißel. Wir wollen uns hier mit dieser ganz allgemeinen Fassung der Hypothese begnügen, da zurzeit keine Mittel und Wege

ersichtlich sind, wie sie einer exakten Prüfung unterzogen werden kann.

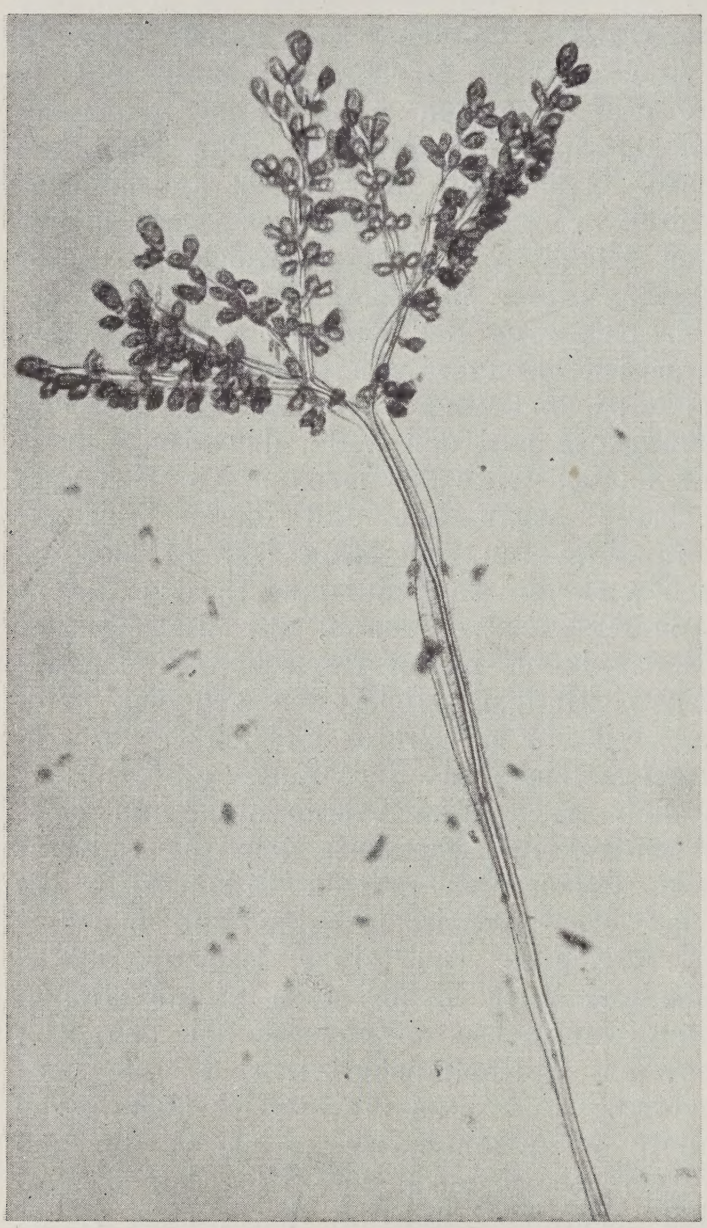
3. Muskelbewegung.

In den Cilien haben wir Organellen kennen gelernt, die gegenüber den Pseudopodien, trotz des vermutlich gleichen Energieprinzipes, in Form von Oberflächenkräften eine erheblich größere mechanische Leistung zu vollbringen imstande sind und den Zellen eine geordnete Bewegung von großer Regelmäßigkeit ermöglichen. Die zustande kommenden Bewegungen erheben sich weit über alles an anorganischen kolloidalen Flüssigkeiten Bekannte, und es war bisher nicht möglich, mit anorganischen Modellen die innere Mechanik dieser kolloidalen lebenden Bewegungsmaschinen nachzuahmen. Weit übertroffen an Schnelligkeit und Kraftleistung der Bewegung (und damit noch von weit größerer und verschiedenartigerer Leistungsfähigkeit für die sie besitzenden Organismen) wird aber auch die Cilienbewegung von dem dritten kontraktilen Bewegungsorganell der Zelle, der Muskelfaser resp. der Muskelzelle. Während bei der Cilie das mechanisch wirksame kontraktile Element aus der Zelle herausragt und daher vorzugsweise nur in einem flüssigen Medium funktionsfähig ist, ist bei der Muskelzelle der die Bewegung bewirkende Mechanismus in das Innere der Zelle verlegt, und damit sind, wie wir sehen, für die Weiterentwicklung dieses Bewegungsmechanismus in der tierischen Phylogenie von vornherein viel größere Entwicklungsmöglichkeiten gegeben. Von der einfachen Myonemfibrille an, wie sie bei Protozoen sich findet und zumeist neben anderen Bewegungselementen der Zelle eine untergeordnete Rolle spielt, findet sich im Tierreich eine steigende Entwicklung dieser intrazellulären kontraktilen Elemente über die Epithelmuskelzelle, die verschiedensten Typen der glatten Muskelzelle bis zum quergestreiften Muskel, der eine Arbeitsmaschine von höchster Vollkommenheit darstellt, eine Maschine von einer Leistungsfähigkeit, der der menschliche Erfindungsgeist bisher noch nichts Gleichartiges an die Seite zu stellen vermochte. Während bei den niederen Formen von Muskelzellen, den Epithelmuskelzellen, die kontraktilen Fasern gegenüber dem Plasma zurücktreten (vermutlich überwiegen dementsprechend hier auch andere Funktionen der Zelle), wird schon bei glatten Muskelzellen niederer Metazoen das kontraktile Element und die fibrilläre Struktur zur beherrschenden Funktion der ganzen Zelle, wie das bei der quergestreiften Muskelzelle am ausgesprochensten der Fall ist. Man hat früher, ausgehend von der Betrachtung des quergestreiften Muskels, die beiden übrigen Arten von Muskeln, die glatten Muskelzellen und die Myoneme, immer im Prinzip als gleich funktionierende Gebilde angesprochen. Neuere Befunde lassen aber große Zweifel aufkommen, ob eine derartige Betrachtung tatsächlich berechtigt ist. Wie wir sehen werden, sind auch die morphologischen und statischen Grundlagen bei diesen Typen außerordentlich verschieden. Wir werden daher im folgenden die drei Typen gesondert nach ihrer Morphologie und Physiologie betrachten.

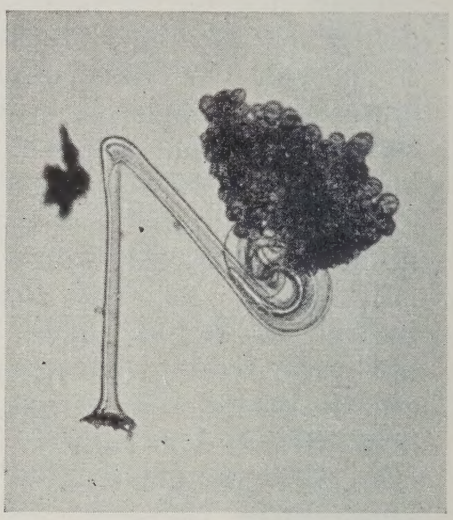
a) Myoneme.

Bei vielen Ciliaten und Gregarinen finden sich im Ektoplasma spezifische Bildungen, die, wie die Muskelfibrillen der höheren Tiere,

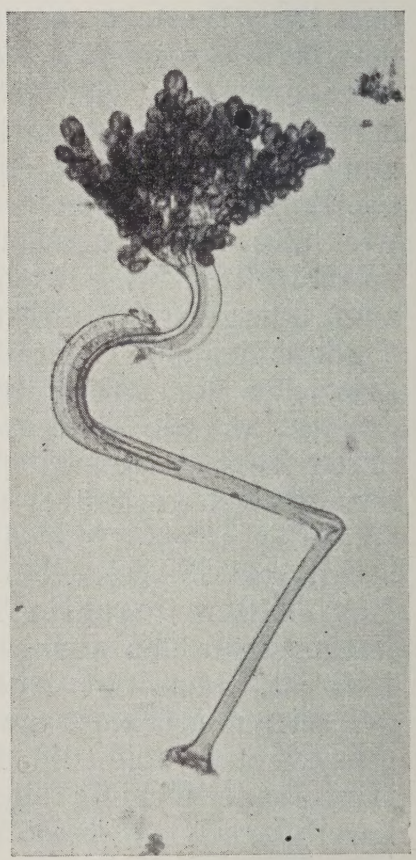
durch starke Verkürzung unter gleichzeitigem Dickerwerden eine aktive Kontraktilität aufweisen. Bei den Ciliaten sind sie meist im Ektoplasma als gleichmäßig einfache Längsfasern angeordnet, doch treffen wir andererseits in dem Myonem des Muskelstieles der Vorticelliden einen



a



b



c

Abb. 139. *Vorticella* sp. a gestreckt, b ganz kontrahiert, c sich streckend. Die Spezies ist durch ein Kniegelenk am unteren Stielende gegenüber anderen ausgezeichnet. Original von Prof. Wachs.

komplizierten Muskelapparat von höchster Leisungsfähigkeit. Bei den Gregarinen finden sich die Myoneme als Ringfaserschicht zwischen Ekto- und Entoplasma, wobei die einzelnen Ringfasern häufig durch Anastomosen verbunden sind. Bis vor kurzer Zeit hat man nun alle diese fibrillären Strukturen der Protozoen ohne Ausnahme als Myoneme angesprochen, ohne nähere Untersuchung ihrer Funktionen,

und auf diese Weise vielfach rein statische Skelettfibrillen ebenfalls als Myoneme bezeichnet. Als solche können jedoch nur Fibrillen der Protozoenzellen angesprochen werden, für die eine aktive Kontraktion unter Verkürzung ihrer Länge bei gleichzeitigem Dickerwerden wirklich nachweisbar ist.

Wir wollen unsere Darstellung der Myoneme gleich mit der Schilderung des kompliziertesten Myonemapparates, des Muskelstieles der Vorticelliden, beginnen, weil derselbe durch eine mustergültige Arbeit von Koltzoff bisher am eingehendsten analysiert wurde. Die Vorticelliden besitzen am Hinterende ihres Körpers bekanntlich einen längeren Stiel, eine Art Röhre, mit dem sie auf irgendeiner Unterlage festsitzen und in dem in leicht spiraliger Drehung das Myonem verläuft (Abb. 139 a). Bei der geringsten Reizung sieht man, wie dieser Stiel blitzschnell zusammenschnurrt, wobei er in einigen spiralen Windungen aufgedreht wird (Abb. 139 b, c). Diese rasche aktive Bewegung wird durch Kontraktion des Myonems bewerkstelligt. Koltzoff hat nun für das marine *Zoothamnium alternans* den Bau und die Statik des Stieles in folgender Weise aufgeklärt (Abb. 140).

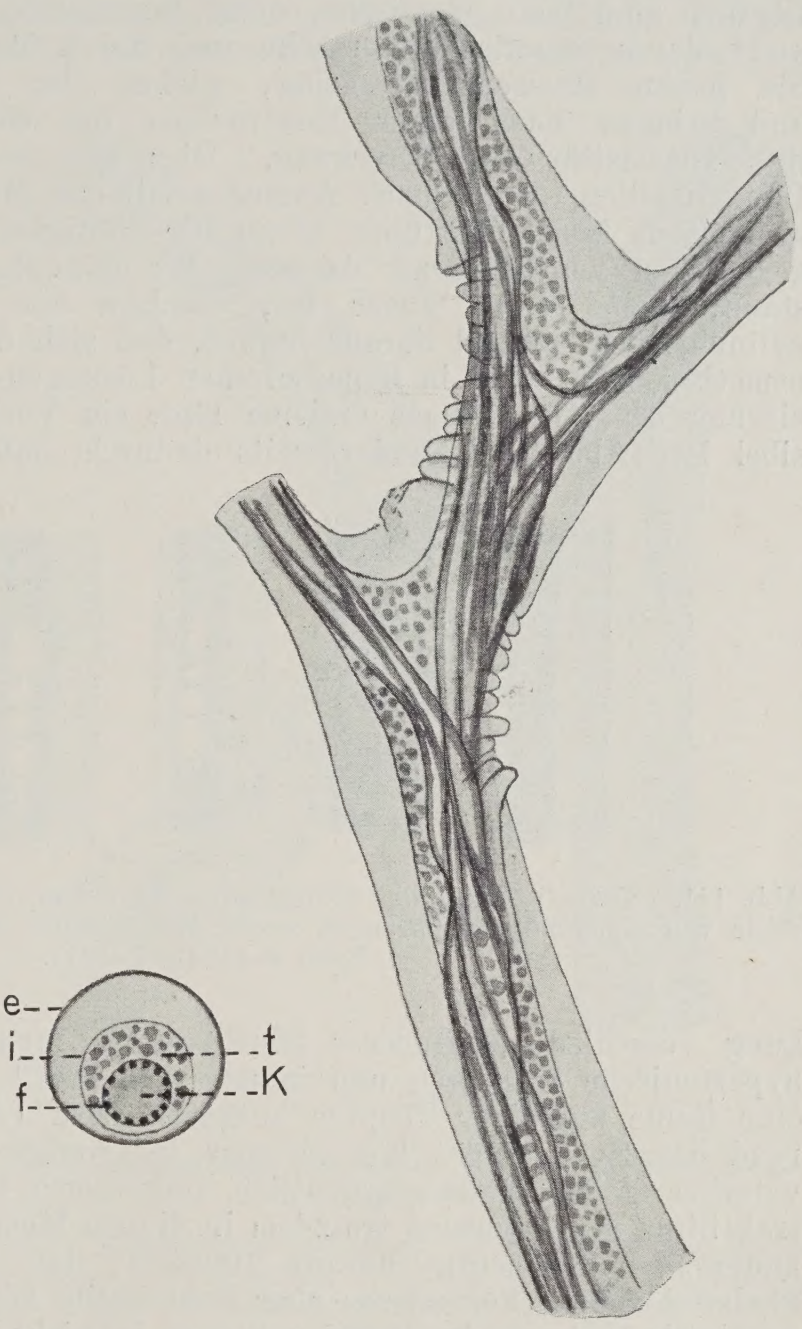


Abb. 140. Der untere Teil des Hauptstammes von *Zoothamnium alternans* mit zwei Nebenästen. Daneben Querschnitt durch denselben. *e* äußere Hülle, *i* innere Hülle, *t* Thecoplasma, *k* Kinoplasma, *f* Skelettfibrillen. Nach Koltzoff, 1911.

Der Stielmuskel durchzieht in einer leichten Spirale das Lumen einer pseudochitinischen festen Röhre. Bei zerstörtem Myonem streckt sich die Röhre gerade. Das Myonem selbst, das wahrscheinlich innerhalb der Röhre von Seewasser umspült ist, besteht (Abb. 140): 1. aus einer feinen, aber sehr festen Pellicula, 2. einer äußeren, flüssigen, körnigen Protoplasmaschicht, die deutliche Strömungen aufweist, dem The-

coplasma, 3. einer inneren homogenen, gleichfalls flüssigen Protoplasmasäule, dem Kinoplasma, und 4. einer Schicht von festen, im Gelzustand befindlichen Längsfasern, die sich an der Grenze der beiden Plasmapartien befinden, etwas länger als der ganze Stiel und daher leicht tortiert sind. Äußere und innere Hülle sowie die Längsfibrillen sind feste elastische, nicht kontraktile Elemente, wie Koltzoff durch osmotische Versuche und durch Mazeration bewiesen hat. Sie haben statische Funktion, wirken der Kontraktion entgegen und bringen nach einer Kontraktion des Stieles denselben durch ihre Elastizität zur Streckung. Dies gilt vor allem auch für die Längsfibrillen, denen nach Analogie mit den Muskelfibrillen der quergestreiften Muskeln früher allein die Fähigkeit der Kontraktion zugesprochen wurde. Daß dagegen das Kinoplasma keine feste Substanz, keine feste Faser ist, sondern ein flüssiger Protoplasmazylinder, geht einmal daraus hervor, daß sich durch Herabsetzung des osmotischen Druckes in hypotonischen Lösungen eine deutliche Vakuolisierung des Kinoplasmas erzielen läßt, ein Vorgang, der völlig reversibel ist (Abb. 141), andererseits dadurch, daß es unter der Einwir-

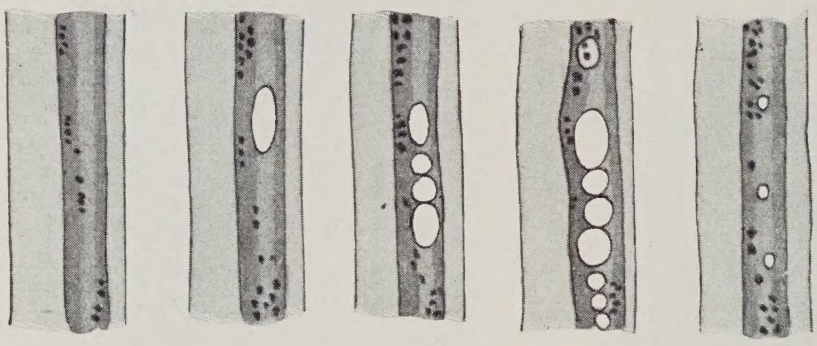


Abb. 141. Vakuolisierung des Kinoplasmas in einem lebenden kontraktionsfähigen Stiele von *Zoothamnium alternans* unter dem Einfluß einer hypotonischen Lösung. Nach Koltzoff, 1911.

kung verschiedener äußerer Einflüsse (zu starke hypotonische oder hypertonische Lösungen und isosmotische NaCl- und KCl-Lösungen) in eine Reihe kugeliger Tropfen aufgelöst wird (Abb. 142). Wenn während des Zerfalls des Kinoplasmas in Tropfen die Fibrillen ganz unversehrt bleiben (was gelegentlich vorkommen kann), so geht die Kontraktilität des Myonems trotzdem in diesem Moment verloren, was neben anderem unzweideutig darauf hinweist, daß die Fibrillen lediglich Skelettelemente, keineswegs aber kontraktile Elemente darstellen. Das proximale Ende des *Zoothamium*-Stieles ist nicht kontraktil; das Myonem endigt bedeutend oberhalb der Anheftungsstelle der äußeren Hülle und ist an der Hülle durch einen kegelförmigen Büschel von Fibrillen, die Verlängerung der Myonemfibrillen, seitlich angeheftet (Abb. 143 b). Auch dieser Fibrillenkegel, der außerhalb des Kinoplasmas liegt, ist nicht kontraktil, was ebenfalls deutlich für die rein statische Funktion der Fibrillen spricht.

Denselben Bau und dieselbe Statik, die Koltzoff für diese marine Vorticellidenart nachgewiesen hat, hat neuerdings sein Schüler Roskin auch für die Süßwasserform *Carchesium* aufgezeigt.

Letzterem Forscher verdanken wir auch einen genaueren Nachweis des Baues und der Statik der Körpermyoneme der Infusorien. Bei

Stentor finden sich die Myoneme, entsprechend den längsgestellten Cilienreihen unter den Basalkörperchen im Innern von deutlichen Ektoplasmakanälchen. Daß es sich wirklich um Myoneme handelt, ergibt sich aus der Fähigkeit zu rascher Kontraktion, die diesem Ciliaten eigen ist (Abb. 144) und der dabei stattfindenden erheblichen Verkürzung der Myoneme. Die Kanäle sind nun nach Roskin feste, elastische, statische Röhren, die unter Umständen völlig isoliert werden können, und jedes Myonem

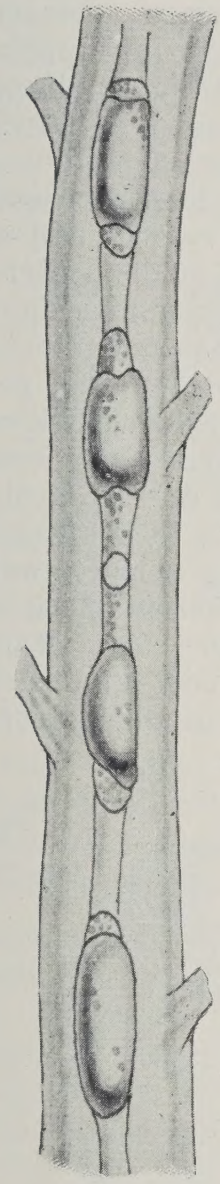
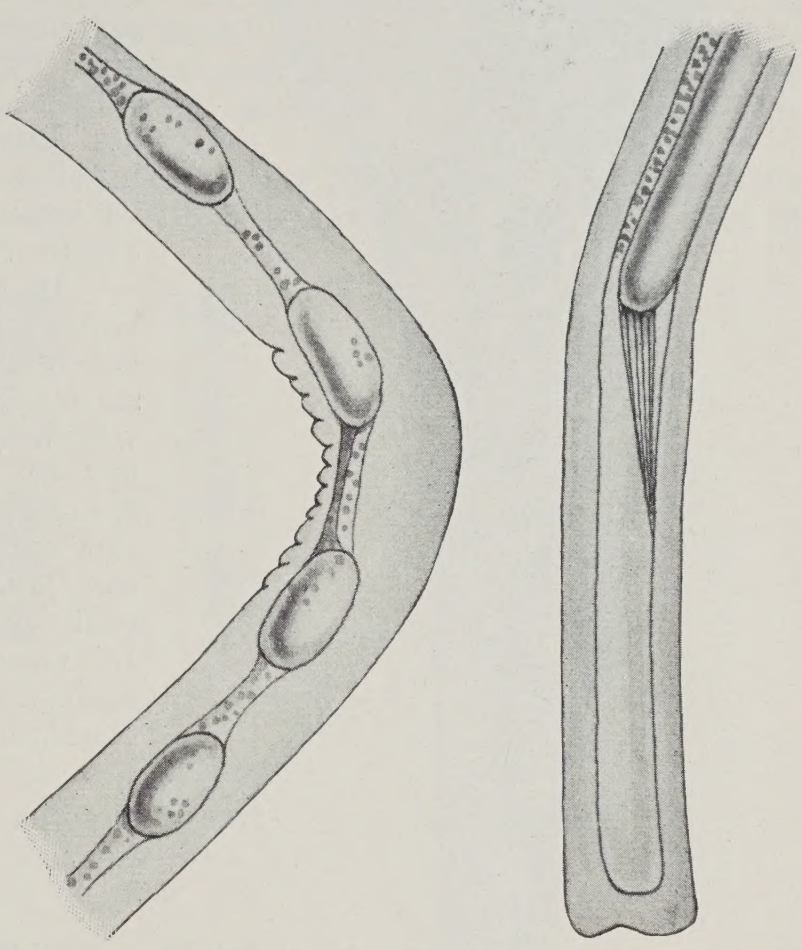


Abb. 142.



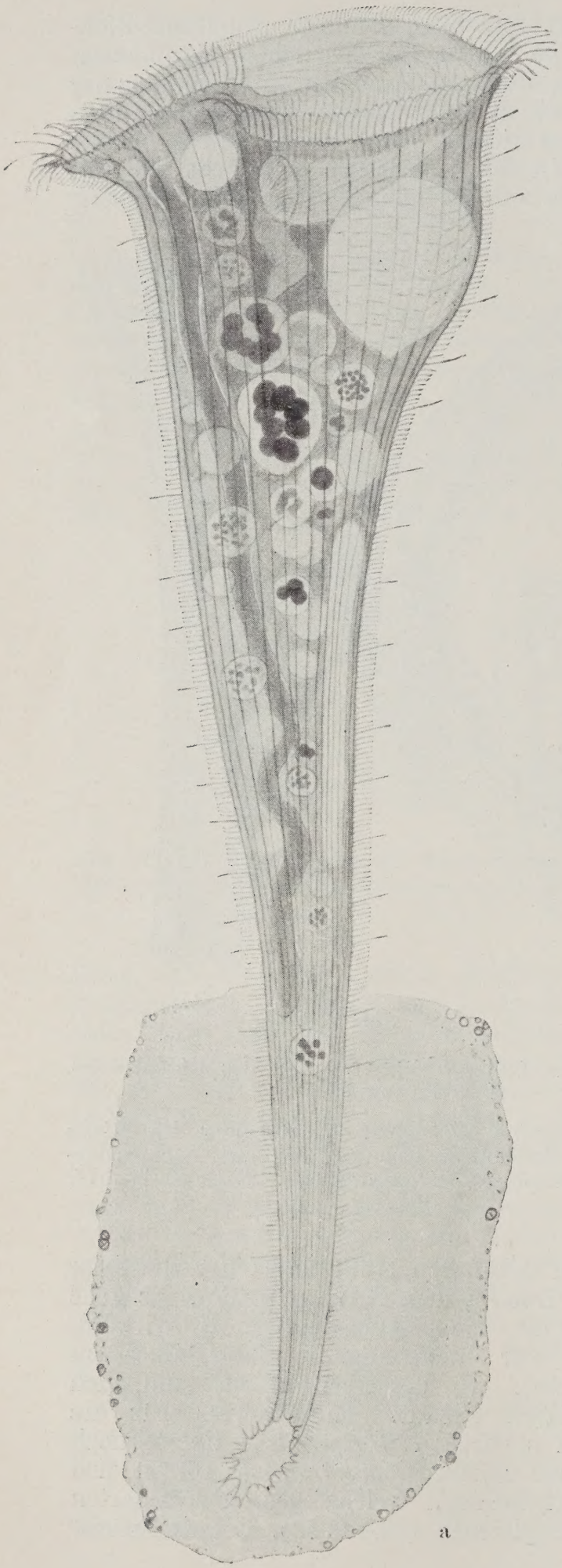
a b

Abb. 143.

Abb. 142. *Zoothamnium alternans.* Zerfall des Kinoplasmas. Nach Koltzoff.

Abb. 143. *Zoothamnium alternans.* a Bewegung des Stieles an der Stelle unvollständiger Trennung von zwei Kinoplasmatropfen. b Das proximale Ende des Stieles. Nach Koltzoff, 1911.

besteht aus einer festen elastischen dehnbaren Hülle und einer flüssigen kontraktilen Protoplasmasäule im Innern, dem Kinoplasma. Es geht das daraus hervor, daß auch hier die Kinoplasmasäule bei Einwirkung von stärkeren Veränderungen in der Umgebung in eine Reihe von Tropfen zerfallen kann (Abb. 145). In derselben Weise sind auch die Myoneme der übrigen Cyliaten gebaut. Ein Beweis für die Richtigkeit der hier dargestellten statischen Verhältnisse liefert noch folgender Befund. Bei dem Infusor *Climacostomum virens* finden sich in der Oberfläche fibrilläre Strukturen, welche den geschilderten Myonemen von *Stentor* vollkommen gleichen (Abb. 146). Dieses Infusor



ist aber völlig inkontraktil. Die nähere Untersuchung hat denn auch ergeben, daß hier die in den Kanälen befindlichen ganzen Fibrillen sich in einem festen elastischen Zustand befinden; denn selbst bei zweistündiger Einwirkung von konzentrierter Essigsäure werden diese Fibrillen nicht in Tropfen aufgelöst. Mit der Umwandlung des flüssigen Inhalts der Fibrille in eine feste starre Gelbildung ist somit auch die Kontraktilität dieser Struktur verschwunden.

Im Gegensatz zu der Cilienbewegung, die normalerweise ohne äußere Reize rein autonom vonstatten geht, vollziehen sich gewöhnlich die Myonembewegungen nur bei Einwirkung besonderer Reize, und nach der Kontraktion entspannt sich in der Regel das Myonem bald wieder und geht in die Ruhelage zurück. In reinen Calcium- und Magnesiumlösungen findet nun nach Koltzoff eine autonome Kon-

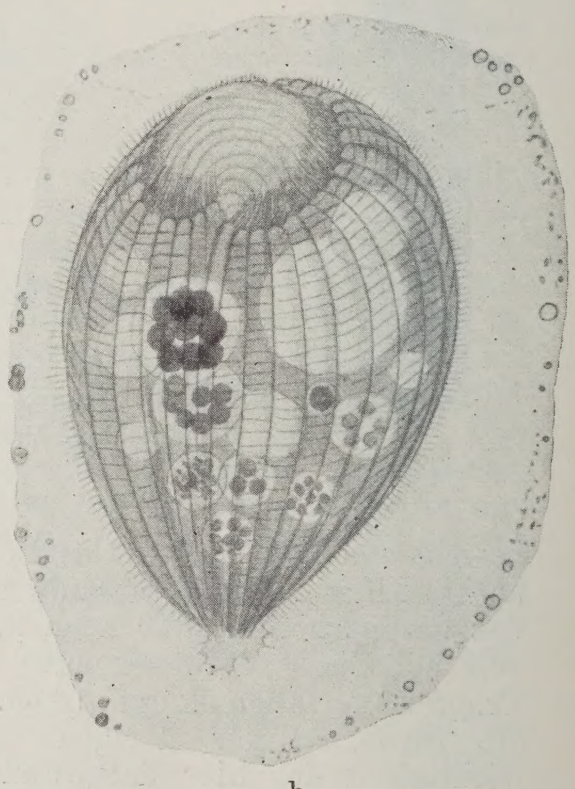


Abb. 144. *Stentor roeseli.* a gestreckt, b dasselbe Individuum kontrahiert. Vergr. ca. 335. Original von Dr. Bělař.

traktion des Stieles statt, die in Calciumlösungen besonders ausgeprägt ist, nämlich 3—5mal pro Minute, während sie in Magnesiumlösungen auf weniger als 1mal pro Minute, bisweilen bis 0,25mal pro Minute sinken kann. Die Wirkung der Calcium- und Magnesiumsalze auf die Kontraktion des Vorticellidenstieles gibt sich aus folgendem zu erkennen: Reine Natriumchloridlösungen (ebenso KCl, NH_4Cl und LiCl) wirken als starkes Gift, in welchem nach 15—62 Minuten das Kinoplasma irreparabel in Tropfen zerfällt. Ganz unbedeutende Spuren von Mg (0,001 norm.) und Calcium (bis 0,0005 norm.) vermögen die giftige Wirkung von NaCl und KCl zu schwächen und verzögern den Zerfall um mehr als 100 Minuten, und zwar ungefähr in demselben Maße wie stärkere Lösungen von Mg und Ca.

Fragen wir nach der Herkunft der Energie bei der Kontraktion der Myoneme, speziell des Vorticellidenstieles, so wird man zunächst

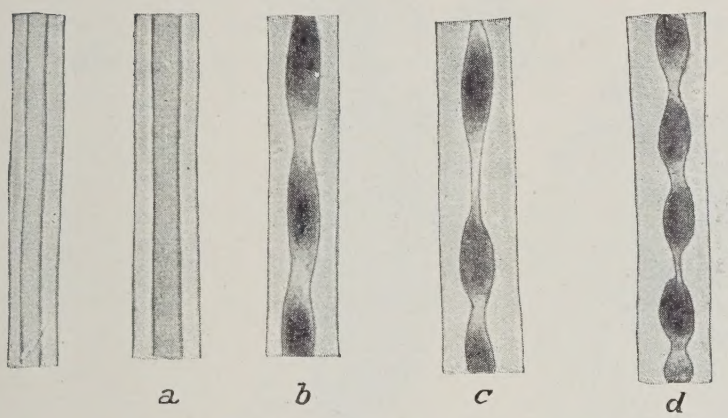


Abb. 145.

Abb. 145. Myonem von *Stentor coeruleus* innerhalb des Kanales. a unkontrahiert, b starke Kontraktion, c, d Zerfall des Kinoplasmas in Tropfen. Vergr. 2000. Nach Roskin, 1923.

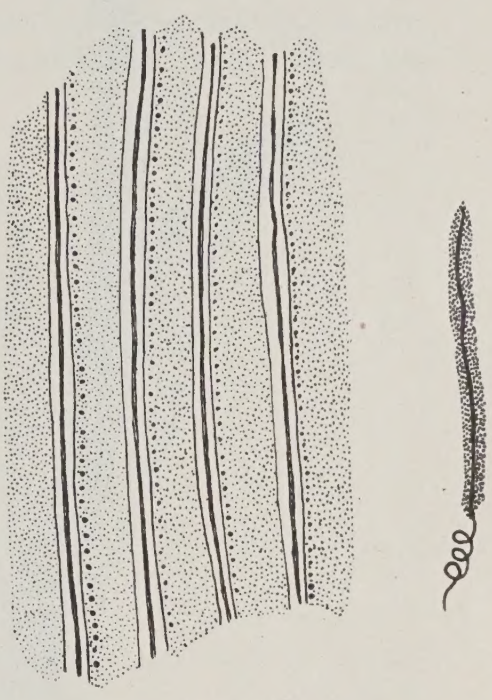


Abb. 146.

Abb. 146. *Climacostomum virens.* Myonemartige statische Fibrillen. Nach Roskin, 1918.

an eine Veränderung des osmotischen Druckes und der Oberflächenspannung denken, und zwar käme dabei entweder die Oberflächenspannung zwischen Thecoplasma und Kinoplasma oder Thecoplasma und Außenmedium in Frage. Osmotische Versuche von Koltzoff haben aber gezeigt, daß man durch hypotonische Lösungen das Kinoplasma ganz vakuolisieren, aufblähen kann, ohne im geringsten die Kontraktilität des Stieles zu beeinflussen (Abb. 141 u. 147 c). Und umgekehrt kann in hypertonischen Lösungen das Thecoplasma ebenfalls ohne alle Störungen der Kontraktion zu Faltenbildungen gebracht werden (Abb. 147 a, b). Osmotische Druckänderungen spielen mithin bei der Kontraktion keine wesentliche Rolle. Da ferner unter Zusatz von hypertonischen Lösungen die Oberfläche des Thecoplasmas durch die Faltungen der Myonemhülle bedeutend vergrößert wird, ohne einen Einfluß auf die Kontraktion auszuüben, so kann auch die Oberflächenspannung des Thecoplasmas kaum eine Rolle bei dem Kontraktionsvorgange spielen. Es ergibt sich daher mit Koltzoff der Schluß: die Ursache der Kontraktion des Vorticellidenstieles liegt in der Ver-

änderung der Oberflächenspannung an der Grenze zwischen Kino- und Thecoplasma.

Da bei den Körpermyonemen der Ciliaten ein besonderes Thecoplasma fehlt, so dürfen wir wohl annehmen, daß dort als Energiequelle die Erhöhung der Oberflächenspannung des Kinoplasmas gegen die Kanalflüssigkeit anzusprechen ist.

Ein experimenteller Beweis, daß wirklich nur die Oberflächenspannung als Energiequelle in Frage kommt, steht jedoch zurzeit noch aus. Koltzoff hat zwar als Arbeitshypothese die oben geschilderte Wirkung von Mg- und Ca-Ionen auf die Kontraktion als eine be-

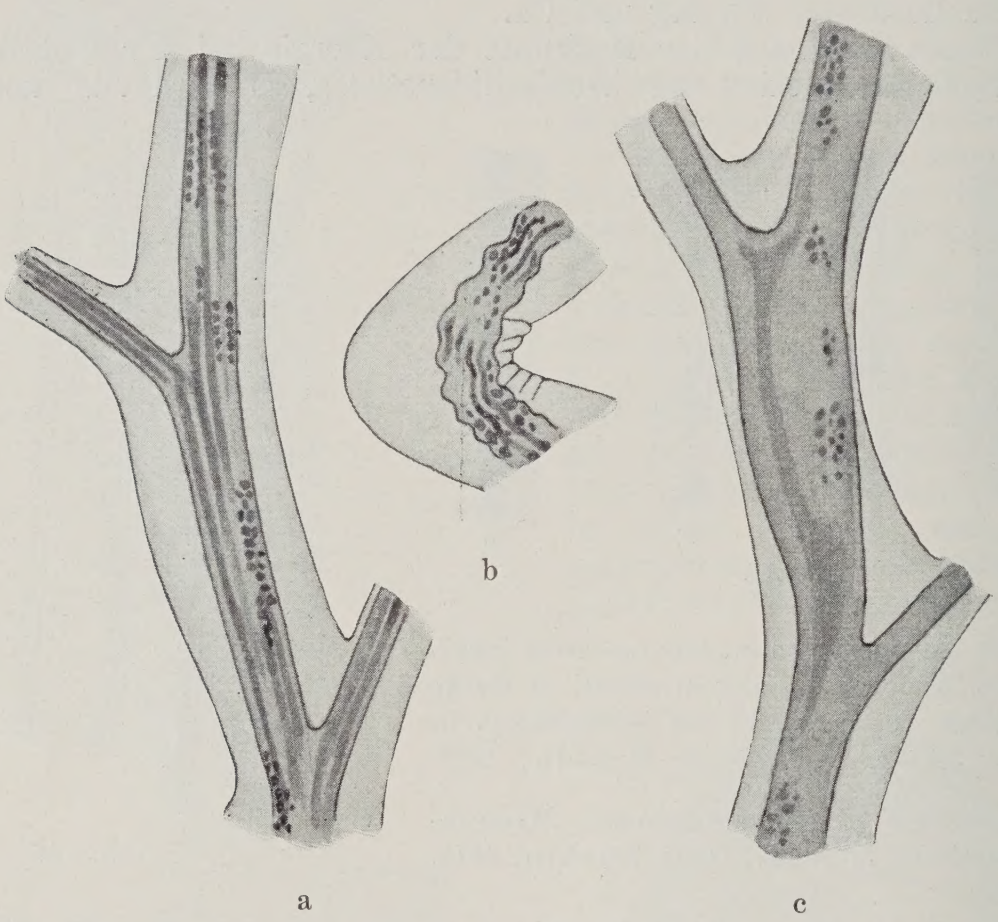


Abb. 147. *Zoothamnium alternans.* Die Falten der inneren Hülle, welche in hypertonischer Lösung entstehen (a, b), verschwinden bei Wirkung der hypotonischen Lösung (c). Nach Koltzoff, 1911.

sondere bathotonische Wirkung dieser Salze auf die Oberfläche des Kinoplasmas aufzufassen versucht. Die Verminderung der Oberflächenspannung des Kinoplasmas bewirkt die Streckung des Stieles und demzufolge wird letztere als Folge der Adsorption des Calciums und Magnesiums an der Oberfläche des Kinoplasmas erklärt. Die Erhöhung der Oberflächenspannung bzw. die Kontraktion des Stieles sei dann durch einen besonderen chemischen Vorgang im Thecoplasma bedingt, durch welchen das Calcium von der Oberfläche des Kinoplasmas extrahiert wird und eine inaktive (nicht dissozierbare und unlösliche) Verbindung mit dem Thecoplasma eingehe.

Selbst wenn normalerweise diese Ionen, die ja stets in geringer Menge in dem Lebensraum der Vorticelliden vorhanden sind, eine Rolle

bei der Bewegung spielen, so ist doch anzunehmen, daß hier ebenso wie bei der Kontraktion des quergestreiften Muskels (s. später) besondere chemische Vorgänge stattfinden, die die Energiequelle für die immerhin erheblichen Arbeitsleistungen bilden. Daß dabei die chemische Energie direkt auf dem Wege über Oberflächenenergie zu der Arbeitsleistung Verwendung finden wird, erscheint nach dem, was wir bei der Muskelkontraktion kennen lernen werden, nicht unwahrscheinlich. Doch haben wir zurzeit noch keine Kenntnisse von diesen chemischen und energetischen Vorgängen — auch die Annahme der bathotonischen Wirkung der Ca- und Mg-Salze von Koltzoff ist rein hypothetisch — und es kann nicht ohne weiteres die Beteiligung von anderen Vorgängen, z. B. Hydratationen und Deshydratationen, dabei ausgeschlossen werden.

b) Glatte Muskelzelle.

Bis vor kurzer Zeit wurden die sogenannten glatten Muskelfasern, die sich in weiter Verbreitung und in sehr verschiedenartigen Typen bei

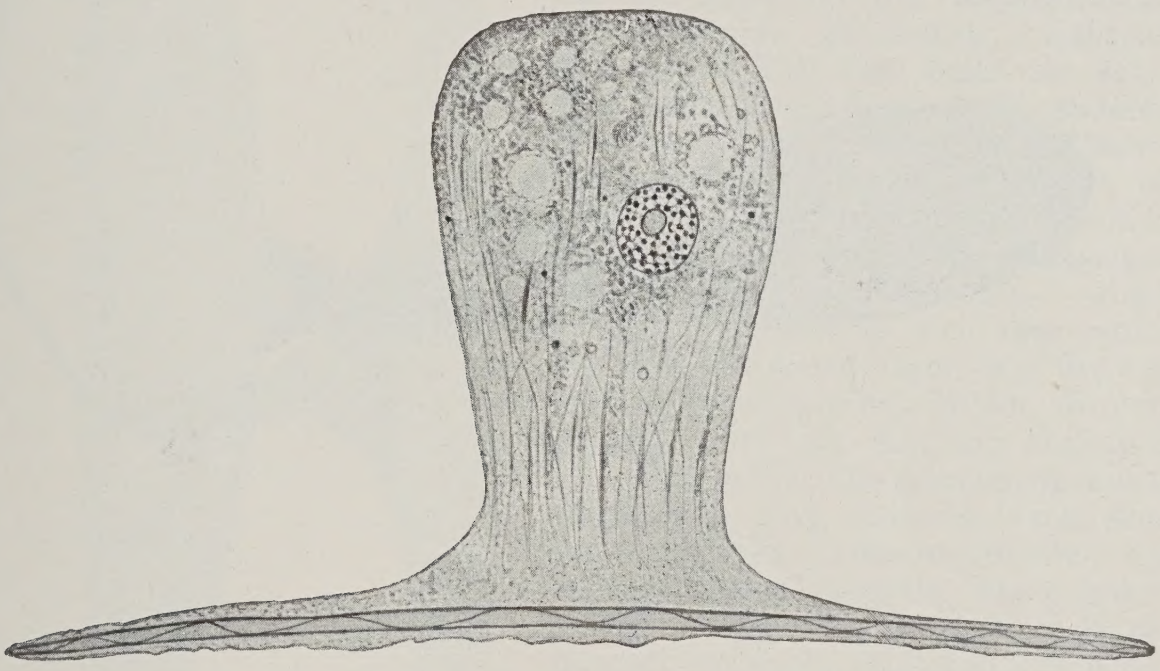


Abb. 148. Deckmuskelzelle von *Hydra fusca*. Vergr. 2000. Nach Roskin, 1923.

Wirbellosen, aber auch bei der nicht willkürlichen Muskulatur der Wirbeltiere finden, fast ausschließlich nur unter dem Gesichtspunkt betrachtet, daß sie eine niedere Entwicklungsstufe der quergestreiften Muskelzelle darstellen, und folglich nach denselben Grundsätzen und demselben Plane konstruiert seien. Es ist begreiflich, daß trotz reichlicher histologischer Befunde und Ergebnisse bei einer solchen Grundauffassung das bisherige Bild von Bau und Funktion der glatten Muskelzelle ein höchst unbefriedigendes ist. Denn die verschiedenen Typen von glatten Muskelzellen unterscheiden sich schon rein histologisch so weitgehend voneinander, daß nicht ohne weiteres angenommen werden darf, daß bei den verschiedenen Typen auch die gleichen Strukturen und die gleichen äußeren mechanischen Bedingungen vorliegen. Während bei den einfachsten Typen sich nur eine geringe Zahl verhältnismäßig dicker Muskelfasern findet, die vielfach an die Myoneme der Pro-

tozoen erinnern, treffen wir die glatten Muskelzellen der Wirbeltiere ganz erfüllt von feinsten Muskelfibrillen, Elementarfibrillen, die nicht weiter auflösbar sind und die in dieser Beziehung mit denen der quergestreiften Muskeln übereinstimmen. Es kann nun durchaus nicht von vornherein angenommen werden, daß diese

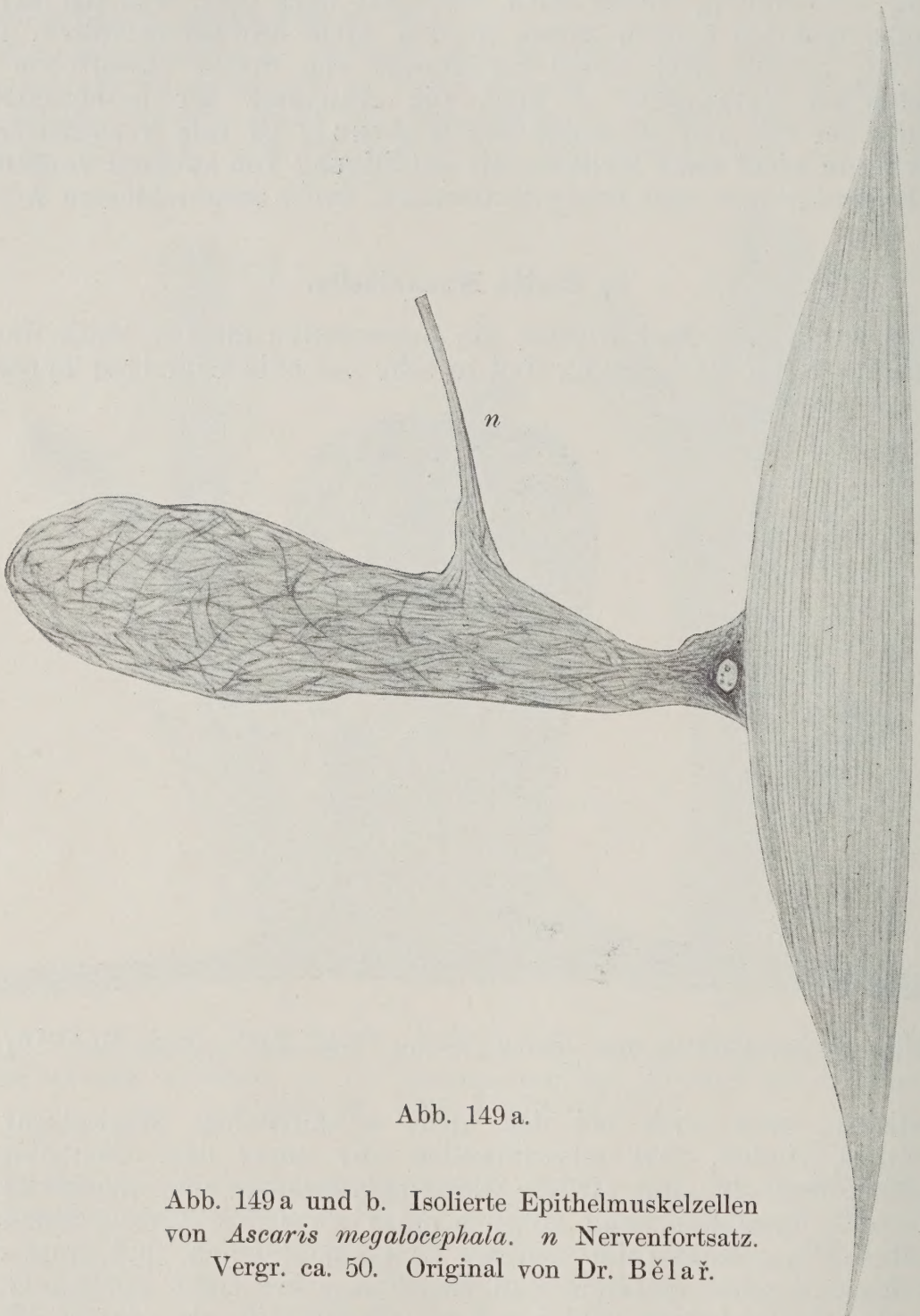


Abb. 149 a.

Abb. 149 a und b. Isolierte Epithelmuskelzellen von *Ascaris megalocephala*. *n* Nervenfortsatz. Vergr. ca. 50. Original von Dr. Bělař.

dicken Muskelfasern und die feinen glatten Fibrillen Elemente von gleicher Natur sind, wie das die bisherige Auffassung war. Ohne über die Natur dieser Gebilde etwas auszusagen, wollen wir jedoch unseren vorsichtigeren Standpunkt dadurch zum Ausdruck bringen, daß wir die großen myonemartigen Gebilde als Muskelfasern bezeichnen, während für die feineren Fibrillen zunächst der Name Muskelfibrille beibehalten werden kann.

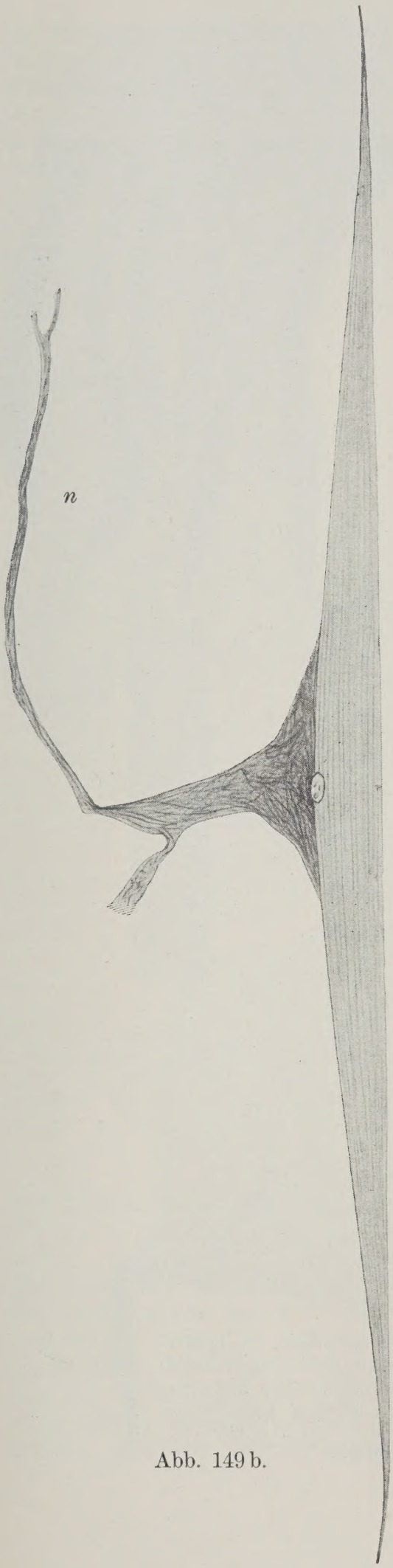


Abb. 149 b.

Roskin hat nun von der Analyse des Vorticellidenstieles durch Koltzoff ausgehend auch eine Reihe von Typen der glatten Muskulatur unter diesem Gesichtspunkt untersucht und ist dabei zu einer von der traditionellen abweichenden Auffassung gekommen, der wir uns im folgenden, allerdings unter dem Vorbehalt, daß noch weitere und vor allem eingehendere experimentelle Bestätigungen notwendig sind, anschließen wollen.

Den einfachsten Typ von glatten Muskelzellen finden wir bei den sogenannten Epithelmuskelzellen der Cölenteraten. Hier ist z. B. bei *Hydra* nur ein kleiner basaler Teil der Zelle für die Funktion der Kontraktilität in Anspruch genommen, während der übrige Teil der Zelle als ekto- oder entodermale Epithelzelle anderen Funktionen dient. Die „Muskelfaser" der Epithelmuskelzelle der *Hydra* ist verhältnismäßig sehr dick, erschien aber trotzdem nach der bisherigen Schilderung ganz homogen. Nach Roskin handelt es sich aber weder um eine homogene Faser, wie die bisherigen histologischen Bilder sie dargestellt, noch um eine aus einzelnen elementaren Fibrillen zusammengesetzte Form, wie viele Autoren nach Analogie mit den Elementarfibrillen der quergestreiften Muskeln angenommen haben, sondern sie besteht in Wirklichkeit aus einem Säulchen von Kinoplasma mit einer festen elastischen Hülle darüber, also ganz wie die oben geschilderten Myoneme von *Stentor*. Dazu kommt aber noch, daß im Innern des Kinoplasmas ein dünner, elastischer, spiralig angeordneter Skelettfaden sich findet, der als weiteres formbildendes Element zu der Hülle hinzutritt (Abb. 148). Auch hier konnte der Beweis für diese Auffassung durch Einwirkung osmotisch wirksamer Substanzen, so besonders von Glukoselösungen, erbracht werden.

Nach demselben Prinzip scheint uns auch die kompliziertere Epithelmuskelzelle von *Ascaris megalocephala* gebaut. Diese Zellen besitzen schon

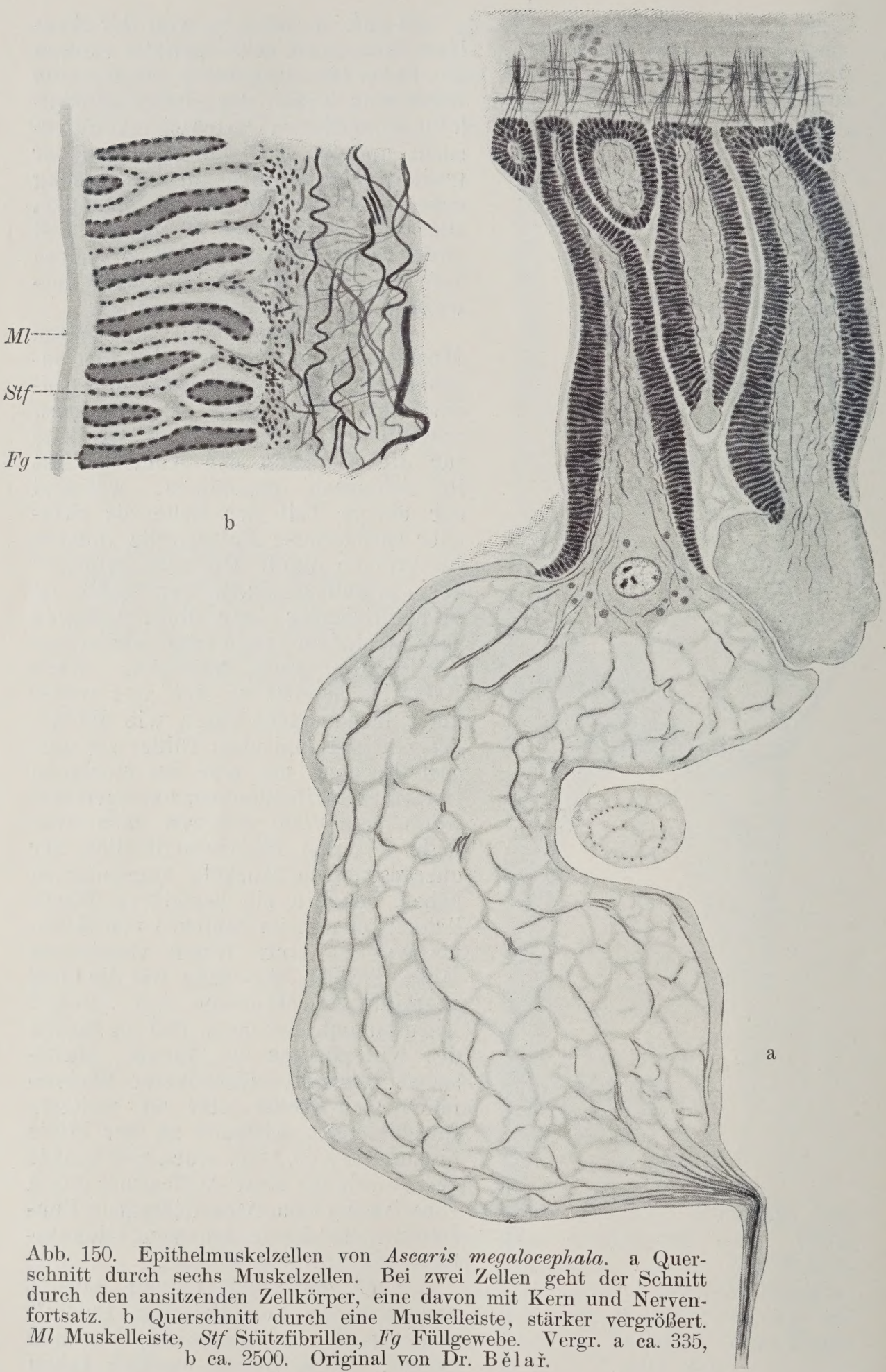


Abb. 150. Epithelmuskelzellen von *Ascaris megalocephala*. a Querschnitt durch sechs Muskelzellen. Bei zwei Zellen geht der Schnitt durch den ansitzenden Zellkörper, eine davon mit Kern und Nervenfortsatz. b Querschnitt durch eine Muskelleiste, stärker vergrößert. *Ml* Muskelleiste, *Stf* Stützfibrillen, *Fg* Füllgewebe. Vergr. a ca. 335, b ca. 2500. Original von Dr. Bělař.

als Ganzes die Gestalt langer flach zylindrischer oder bündelförmiger Fasern von sehr ansehnlichen Dimensionen, welchen in der Mitte ein größerer Zellkörper mit Kern bruchsackartig ansitzt (Abb. 149). Die Faser besteht aus einer kontraktilen Rinde, die im mittleren Teile die Form eines aufrecht stehenden Hufeisens mit einwärts gewendeter Öffnung hat, aus der dann der Zellkörper hervorragt, während sie an den beiden Enden allseitig geschlossen ist (Abb. 149, 150). Auch in dem geschlossenen Teil findet sich noch ein gut ausgebildetes zentrales Protoplasma, das hier, wie allgemein bei den Muskelzellen, als Sarkoplasma bezeichnet wird.

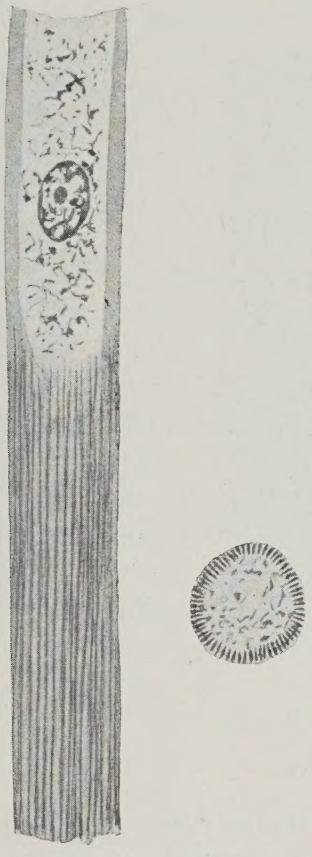


Abb. 151. Schiefer Längs- und Querschnitt durch eine Muskelfaser von *Hirudo*. Die Muskelfaser besitzt einen kontraktilen Mantel, in dem bandartige Fibrillen eingelagert sind. Nach Gurwitsch, 1913.

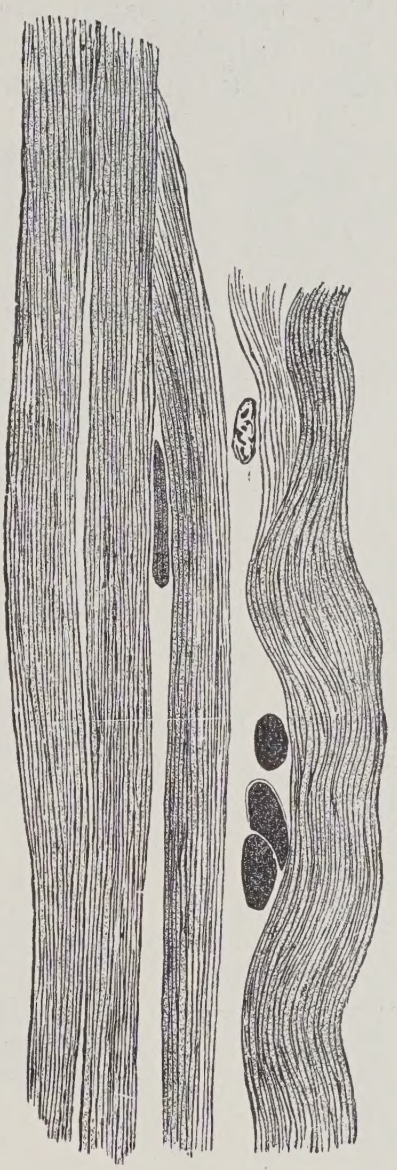


Abb. 152. Glatte Muskulatur aus dem Mantel von *Anodonta*. Nach Heidenhain.

Die kontraktile Rinde der Faser besteht aus radial gestellten Muskelleisten, die eine Reihe von feinen Fibrillen peripher eingelagert enthalten (Abb. 150b; die Fibrillen erscheinen im Querschnitt als Punkte). Zwischen den Muskelfasern befindet sich ebenfalls sarkoplasmatische Substanz, in der außer Glykogenkörnern feine Stützfibrillen (*Stf*) verlaufen, die weiterhin mit einem komplizierten Fibrillensystem, das die ganze Zelle durchzieht, in innigem Zusammenhang stehen. Es sind das die von Goldschmidt nachgewiesenen Stützfibrillen. Nach den oben mitgeteilten Befunden von Roskin an *Hydra* darf man vielleicht vermuten, daß die Muskelleisten aus flüssigem Kinoplasma bestehen,

während die darin eingeschlossenen Fibrillen ebenfalls nur Skelettfibrillen darstellen.

Denken wir uns die kontraktile Rinde der Epithelmuskelzelle von *Ascaris* zu einem Hohlzylinder umgewandelt und den Hohlraum mit kernhaltigem Sarkoplasma ausgefüllt, dann kommen wir zu einem weiteren Typus der glatten Muskelzelle, wie wir ihn vielfach bei wirbellosen Tieren, so z. B. Ctenophoren, Hirudineen, Heteropoden usw., finden (Abb. 151). Dabei müssen wir allerdings die Frage unbeantwortet lassen, ob in den Fällen, in denen in einem besonders gebauten homogenen Außenplasma (also der kontraktilen Randzone) nur verhältnismäßig

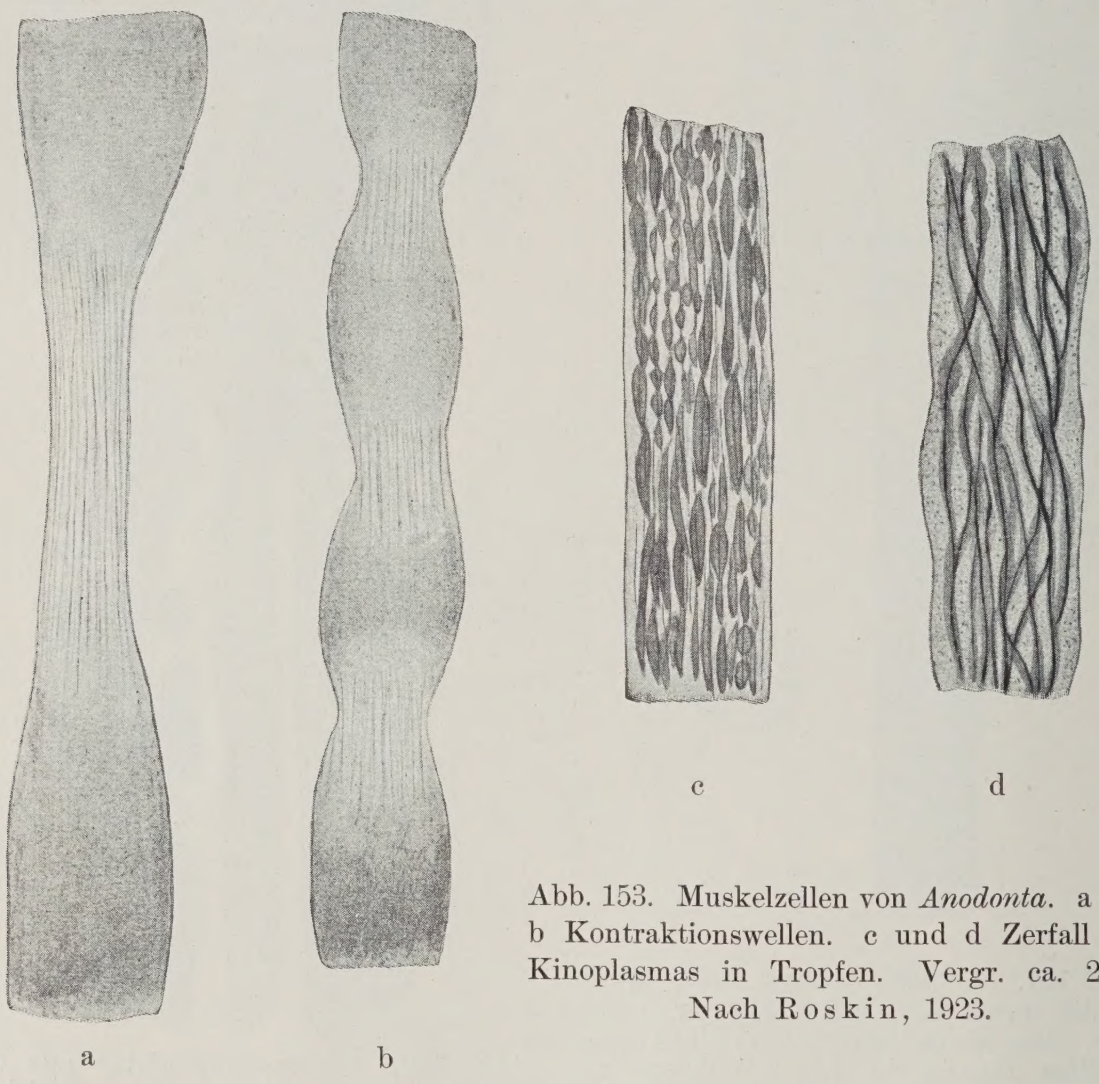


Abb. 153. Muskelzellen von *Anodonta*. a und b Kontraktionswellen. c und d Zerfall des Kinoplasmas in Tropfen. Vergr. ca. 2000. Nach Roskin, 1923.

wenige dicke Fasern vorhanden sind, diese Fasern den Myonemen, resp. den Muskelfasern in der Epithelmuskelzelle von *Hydra* und eventuell den Muskelleisten von *Ascaris* entsprechen oder den eigentlichen Fibrillen bei den zuletzt genannten Muskelzellen. Bei *Hirudo* scheint offenbar das letztere der Fall zu sein, wobei allerdings die Fibrillen als fein bandförmig erscheinen. Bei *Beroe* nimmt Roskin an, daß die ganze Randschicht dem Kinoplasma der Myoneme entspreche, während die in verhältnismäßig geringer Zahl vorhandenen Fibrillen nur als Skelettfibrillen anzusprechen seien. In Fällen heftiger Kontraktion kommt es bei diesen Muskelzellen zur Bildung von Anschwellungen, die zuweilen regelmäßige Anordnung aufweisen können, die sogenannten Kontraktionswellen (Abb. 153). Durch osmotische Veränderungen hat

Roskin gezeigt, daß diese Rindenschicht eine besondere Empfindlichkeit gegen die Veränderung der äußeren Umgebung aufweist. Ja, er hat sogar bei besonders starken Einwirkungen einen Zerfall der Rindenschicht in Tropfen, die dabei an einzelnen Fibrillen hängen bleiben, erzielt (s. Abb. 153 c, d von *Anodonta*). Derartige Erfahrungen weisen die größte Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Myonemen auf, so daß der Schluß naheliegt, daß eben hier die ganze Rindenschicht das kontraktile Element ist und den Fibrillen nur Stützfunktion zukommt. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß die Rindenschicht durch eine dünne Membran gegen das zentrale Sarkoplasma abgegrenzt ist und daß isolierte Fibrillen sich wie Drähte krümmen und bei stärkeren Biegungen brechen.

Noch weiter reduziert ist nun das eigentliche Sarkoplasma bei vielen Muskelzellen von Mollusken sowie den glatten Muskelzellen der Wirbeltiere. Hier ist in der Regel nur eine kleine Zone von Sarkoplasma um den oder die Kerne erhalten, während die ganze langgestreckte faserartige Zelle von den feinen Fibrillen durchsetzt ist (Abb. 152). Für die Muskelzellen von *Anodonta* hat Roskin ebenfalls die oben beschriebenen Kontraktionswellen beobachtet, desgleichen bei starken Einwirkungen in der Außenwelt, z. B. in 20-proz. Glukoselösung, einen Zerfall des Protoplasmas in Tropfen, die auch hier vielfach an den Fibrillen der Muskelzellen hängen bleiben (Abb. 153). Er homologisiert mithin auch bei dieser Form der glatten Muskelzelle die Hauptmasse des Protoplasmas mit dem Kinoplasma, dem er allein die kontraktile Fähigkeit zuschreibt, während auch hier den Fibrillen nur die Rolle von Skelettelementen zuerkannt wird. Auch der Umstand, daß bei *Anodonta* die Enden der Fibrillen direkt in die Epithelzellen, die doch vollständig unkontraktil sind, übergehen, scheint für die Richtigkeit dieser Auffassung zu sprechen.

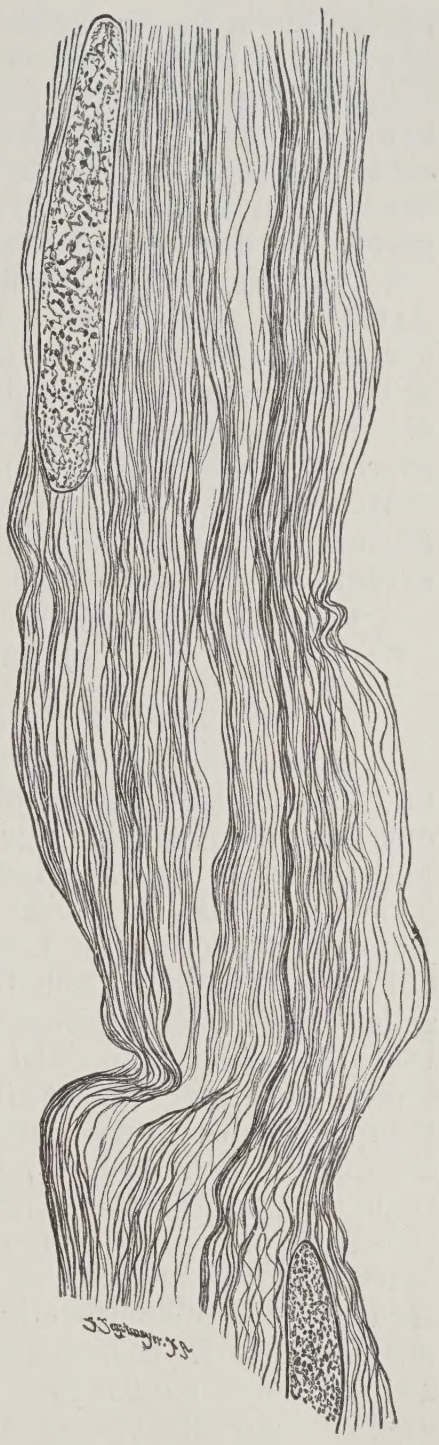


Abb. 154. Fibrillärstruktur glatter Muskelzellen aus der Darmwand von *Triton alpestris*. Vergr. 2300. Aus Heidenhain.

Zum Schluß sei noch die Abbildung einer glatten Muskelzelle eines Wirbeltieres gegeben, die zeigt, daß hier die bei *Anodonta* angetroffenen Verhältnisse durch die noch weitere Rückbildung des Sarkoplasmas und die stärkere Vermehrung der Fibrillen ihre höchste Ausbildung erlangt haben (Abb. 154). Der Gedanke liegt nahe, daß auch diese Zellen im Sinne von Koltzoff und Roskin aufgefaßt werden müssen, doch liegen darüber noch keine neueren Untersuchungen vor.

Überhaupt muß betont werden, daß, so einleuchtend die Auffassung von Koltzoff und Roskin erscheint, doch noch weitere eingehendere Untersuchungen über den Aggregatzustand der einzelnen Elemente, ihr Verhalten bei der Kontraktion usw. abgewartet werden müssen, ehe sie als völlig bewiesen betrachtet werden kann. Vor allem müßte nachgewiesen werden, wie sich die vermutlichen Skelettfibrillen bei der Kontraktion verhalten; denn wenn es sich tatsächlich um feste Fibrillen handelt und die Kontraktilität auf das Plasma, in dem sie eingebettet sind, beschränkt ist, dann müßten sie bei einer erheblichen Kontraktion der ganzen Muskelfaser, resp. Zelle, in irgendeiner Weise spiral aufgerollt werden, wovon aber bis jetzt nichts bekannt ist.

Sollte sich die Darstellung von Roskin bestätigen und auf alle Arten von glatten Muskelzellen ausdehnen lassen, dann wäre offenbar der innere Mechanismus der Kontraktion der glatten Muskelzellen derselbe, wie wir ihn oben für die Myoneme kennen gelernt haben, d. h. die die Kontraktilität bewirkende Energie könnte auf Oberflächenenergien, sei es zwischen Kinoplasma und Umgebung oder bei den röhrenförmig angeordneten kinoplasmatischen Strukturen auf Oberflächenveränderungen zwischen Kinoplasma und Sarkoplasma zurückgeführt werden.

c) Quergestreifte Muskelzelle.

α) Bau der quergestreiften Muskelzelle.

Gegenüber der außerordentlichen Mannigfaltigkeit in der Struktur und eventuell auch dem Mechanismus der glatten Muskelzelle bietet die quergestreifte Muskulatur ein im Prinzip äußerst einheitliches Bild. Meist sind es mehrkernige größere Zellen, die, wie der letztbesprochene Typus der glatten Muskelzellen, dicht erfüllt sind von feinen, oft zu Bündeln angeordneten Längsfibrillen, die eine einheitliche feine Querstreifung zeigen (Abb. 155 a, b). Seltener finden sich kleinere Muskelzellen mit einem größeren zentralen Sarkoplasma, wie bei manchen Insekten (Abb. 156, 157). Im letzteren Falle liegen dann auch die Kerne in dieser Markschicht, während sie sonst in der Regel an der Peripherie der Muskelfaser unterhalb der feinen, aber sehr festen und elastischen Zellmembran, dem Sarkolemm, angetroffen werden. Die Größe der Muskelzellen ist außerordentlich verschieden; während sie bei Insekten oft nur geringe Demensionen aufweist, werden für manche Wirbeltiermuskeln Längen von 10—12 cm angegeben. Die Längsfibrillen sind vielfach bündelförmig zu sogenannten Muskelsäulchen angeordnet und die Zwischenräume sowohl zwischen den Muskelsäulchen wie zwischen den einzelnen Muskelfibrillen mit Sarkoplasma ausgefüllt, dessen Aggregatzustand allgemein als flüssig angenommen wird. Über die reale Existenz der einzelnen Elementarfibrillen kann kein Zweifel bestehen. Schon die Auffaserbarkeit der Muskeln in einzelne Fibrillen im lebenden Zustand läßt sich als Beweis hierfür anführen (Abb. 155 a); dann gelingt es aber auch, die Existenz dieser Fibrillen im Längs- wie im Querschnitt an gefärbten Präparaten mit Sicherheit festzustellen. Besonders deutlich zeigen dies Querschnitte durch Muskelfasern von Insekten, bei denen die Zwischenräume zwischen den einzelnen Fibrillen eine verhältnismäßig große Ausdehnung annehmen (Abb. 156).

Die charakteristischste Eigentümlichkeit der quergestreiften Muskelzelle besteht in ihrer äußerst gleichmäßigen Querstreifung, die

gleichmäßig sich über sämtliche Fibrillen einer Muskelfaser erstreckt und die sowohl im Leben wie im gefärbten Präparat deutlich zum Ausdruck kommt. Die Querstreifung im lebenden Präparat beruht auf der verschiedenen Lichtbrechung der abwechselnden Schichten; durch Betrachtung im polarisierten Licht tritt dieser Unterschied noch stärker hervor, indem die eine als anisotrope bezeichnete Schicht (A) hell erscheint, mithin doppelt lichtbrechend ist, die andere isotrope (I) dagegen dunkel (einfach lichtbrechend). Dieses verschiedene optische Verhalten gibt sich auch in einer verschiedenen Färbbarkeit der beiden Schichten kund, indem die anisotropen wenigstens im Ruhezustand ein bedeutend stärkeres Färbevermögen aufweisen (Abb. 155c), ein Unterschied, der, wie wir noch genauer sehen werden, im kontrahierten Zu-

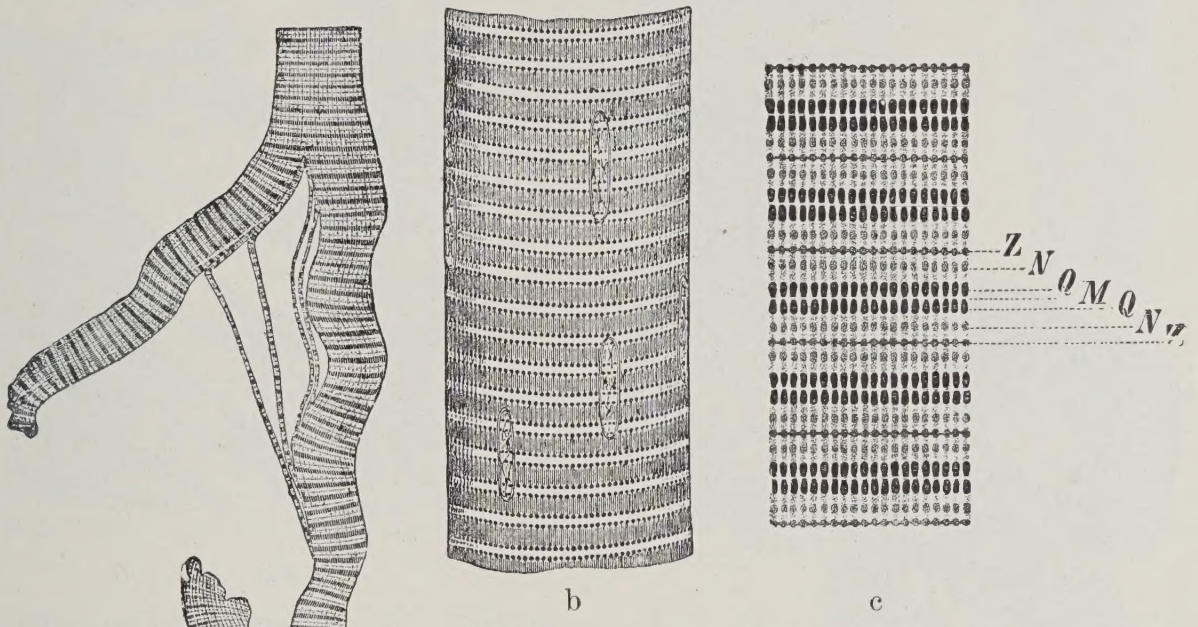


Abb. 155. a Stück einer Muskelfaser vom Kalb, frisch in Eiweiß zerzupft. Es haben sich einige Muskelbündel von geringer Dicke (ca. 2 μ) mehr oder weniger isoliert. Nach Schiefferdecker aus Heidenhain. b Muskelfaser vom Säuger, frisch. Nach Schaefer aus Heidenhain. c Musculus cricoarytaenoideus posterior des Menschen. Vergr. 2300. Aus Heidenhain.

stande umschlagen oder fehlen kann. Die Größe dieser Querschichten ist äußerst gering und für die verschiedenen Objekte annähernd gleich. Man schätzt die Höhe eines Doppelgliedes, also eines isotropen und anisotropen Streifens, auf annähernd 3 μ, davon kommt 1 μ auf die A- und 2 μ auf die I-Streifen. Eine lange Muskelzelle — wir haben ja gesehen, daß es solche bis zu 10 cm und mehr gibt — weist daher eine Gesamtzahl von mehreren Hunderttausend solcher Querscheiben auf.

Bei genauerer Untersuchung zeigen nun die beiden Schichten noch eine weitere Differenzierung. So tritt vor allen Dingen in den isotropen Schichten (den sogenannten I-Streifen) meist eine deutlich färbbare dunklere Zwischenscheibe auf, der sogenannte Z-Streifen Abb. 155c). Diese Zwischenscheibe durchsetzt, wie eingehende Untersuchungen gezeigt haben, auch das interfibrilläre Sarkoplasma und steht mit der Sarkolemmembran in direkter Verbindung. Besonders deutlich tritt dieser Umstand an den Insektenmuskeln mit zentraler Markschicht hervor,

bei denen die Zwischenscheibe quer durch die breite Sarkoplasmazone verfolgt werden kann (Abb. 157). Es handelt sich hier offenbar um eine Struktur von derselben festen elastischen Art, wie das Sarkolemm selbst, durch die die gesamte Muskelfaser in eine Reihe von einzelnen Kämmerchen zerlegt wird. So beschreibt Rollet, daß beim Zerfall der Käfermuskeln in Alkohol unter Umständen der ganze Inhalt der Kämmerchen herausfällt und dann nur noch die Sarkolemmhülle und die Z-Schichten erhalten bleiben. Auch bei Behandlung der Fasern mit Säuren und Alkalien widerstehen das Sarkolemm und die Zwischenscheiben am längsten. Läßt man nach Merkel auf die Thoraxfibrillen der Insekten Essigsäure einwirken, so quillt der kontraktile Inhalt, so daß sich an der Oberfläche eine Reihe von ringförmigen Einschnürungen zu er-

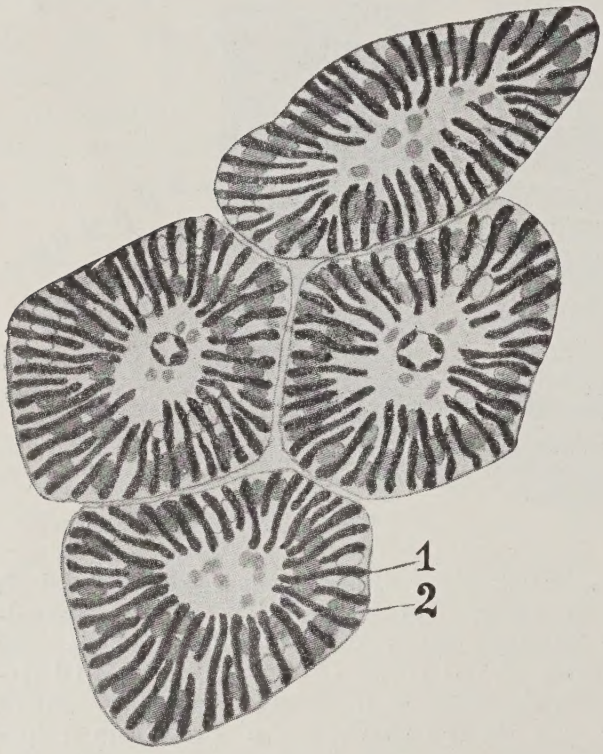


Abb. 156.

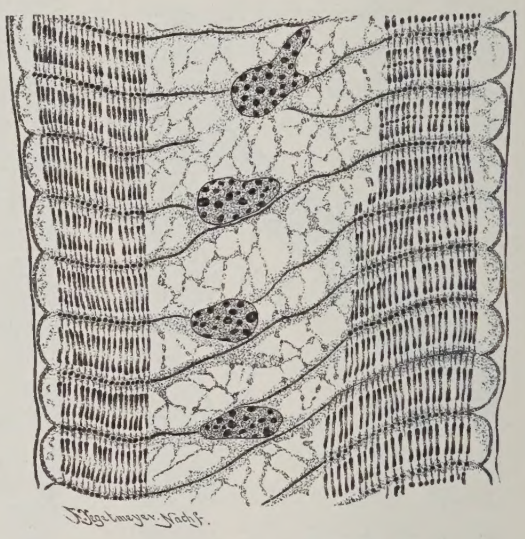


Abb. 157.

Abb. 156. Querschnitt der dicken Muskelfaser einer Libelle. *1* bänderartige Fibrillen, *2* körnerhaltiges Sarkoplasma. Vergr. 1500. Nach E. Holmgren aus Gurwitsch.

Abb. 157. Längsschnitt durch eine Sklelettmuskelfaser von *Ditiscus marginalis*. Die Z-Streifen durchsetzen kontinuierlich das Sarkoplasma. Vergr. 1500. Nach Holmgren, 1908.

kennen gibt (Abb. 158 A). Bei Schrumpfungen dagegen bleiben ebenfalls die Zwischenscheiben in ihrer Größe erhalten, so daß dann die Substanz der Säulchen zwischen je zwei Zwischenscheiben zu einer Ringfurche eingebuchtet wird (Abb. 158 B). Jedes Kämmerchen enthält somit in der Mitte eine dunkel gefärbte anisotrope und an den beiden Enden je zwei schmälere isotrope Streifen (Abb. 155 c). Innerhalb der dunklen anisotropen Schicht (A- oder Q-Schicht) kann nun ebenfalls ein besonderer Streifen, die sogenannte Mittelscheibe (M-Streifen), nachgewiesen werden. Dieselbe ist bedeutend feiner als die Zwischenscheibe. Auch von ihr wird von vielen Autoren angenommen, daß sie sich quer durch das Sarkoplasma durch sämtliche Fibrillen erstreckt und mit dem Sarkolemm in Verbindung steht, was aber in diesem Falle wegen der großen Feinheit doch sehr schwer nachweisbar ist und nicht gesichert erscheint. Zwischen Z-Streifen und

dem Rande der anisotropen Schicht werden innerhalb der isotropen Streifens ebenfalls Verdichtungen gesehen, die früher als Nebenstreifen

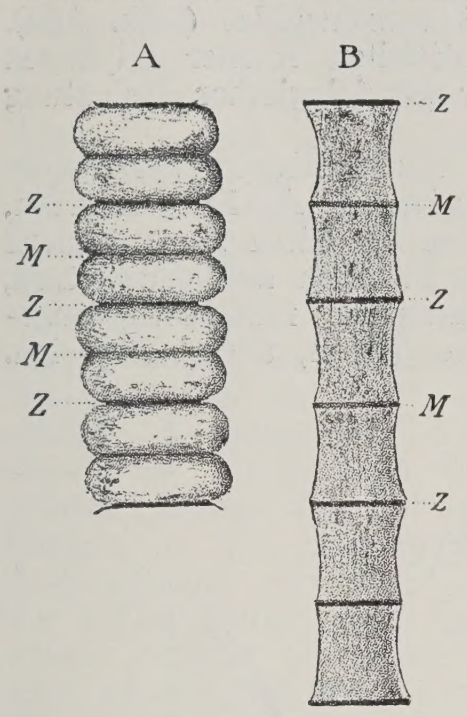


Abb. 158.

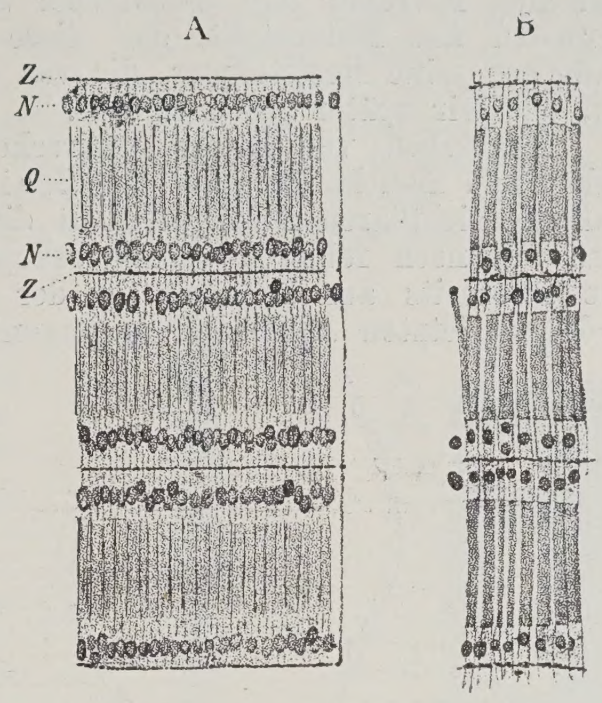


Abb. 159.

Abb. 158. Thoraxfibrillen von *Musca vomitoria*. A mit Essigsäure, B mit Cuprum sulfuricum behandelt. Nach Merkel aus Heidenhain.

Abb. 159. Muskelfasern vom Nashornkäfer. A Unzerzupft, rechts hat sich eine einzelne Fibrille abgelöst. B Gruppe von Muskelsäulchen, durch vorsichtiges Zupfen isoliert. Man sieht, daß die J-Körner oder das Sarkosom von Retzius (N) zwischen den Säulchen liegen. Nach Heidenhain.

(N) bezeichnet wurden (Abb. 155c, 159). Hier handelt es sich offenbar um Körner, die nicht in der eigentlichen Fibrille, sondern in dem Sarkoplasma liegen (I-Körner), und das gleiche gilt auch von ebensolchen Körnern, die in der anisotropen Schicht aufgezeigt worden

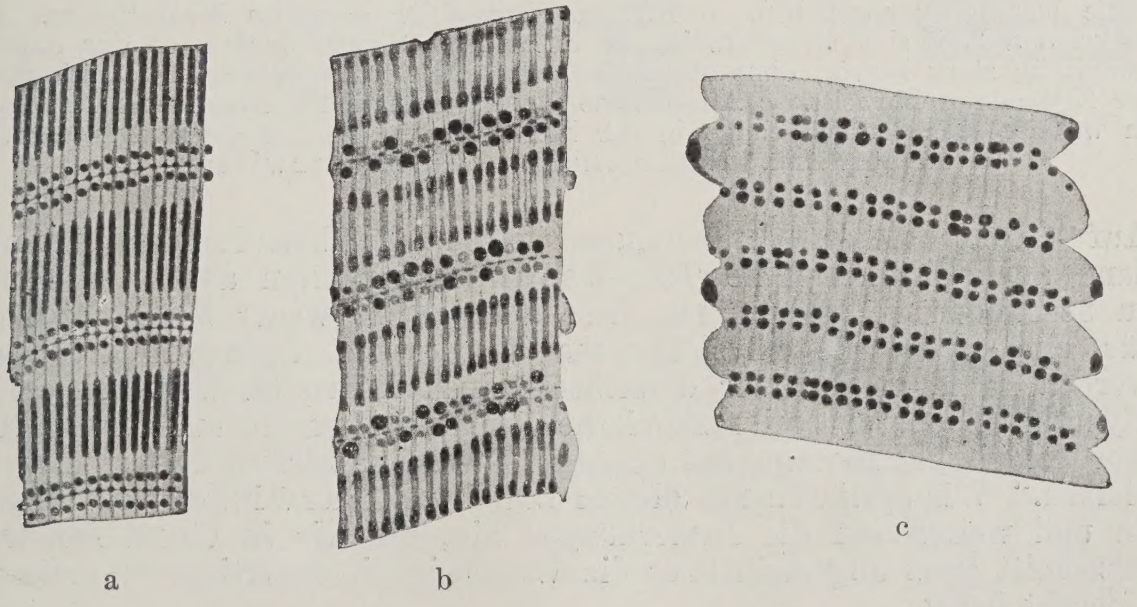


Abb. 160. Skelettmuskelfasern von *Ditiscus marginalis*. Färberische Darstellung der J-Körner. a Extension, b Beginn der Kontraktion, c starke Kontraktion. Nach Holmgren aus Heidenhain, 1907.

sind (Q-Körner) (Abb. 159 B). Im Zustand der Kontraktion färben sich in der Regel nur die I-Körper, während der Farbunterschied zwischen isotroper und anisotroper Schicht verschwindet (Abb. 160). Arnold hat festgestellt, daß diese interstitiellen Körner Glykogen enthalten, eine Feststellung, die von großer physiologischer Bedeutung ist, wie wir später sehen werden.

Abgesehen von diesen mikroskopisch nachweisbaren Strukturen haben nun manche Forscher, wie Heidenhain, die Ansicht vertreten, daß die sichtbaren Fibrillen nicht die letzten Einheiten sind, sondern sich aus noch feineren submikroskopischen Fibrillen zusammensetzen, die ihrerseits aus feinsten, in der Fibrillenachse reihenartig angeordneten letzten Einheiten, sogenannten Protomeren, aufgebaut seien.

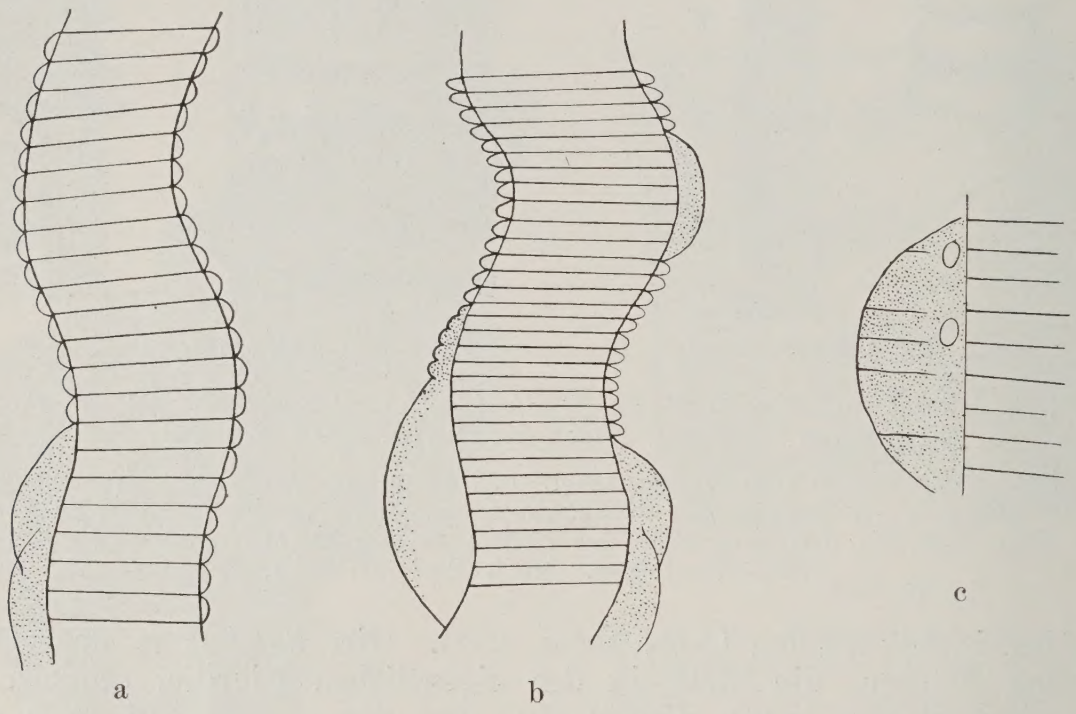


Abb. 161. Kontraktionsvorgang der lebenden Muskelfaser einer *Chironomus*-Larve. a Mäßige Kontraktion, durch Induktionsschlag verursacht. Das Sarkolemm an einer Stelle blasenartig abgehoben. b Erneute Kontraktion derselben Muskelfasern. Das Sarkolemm hebt sich streckenweise ab, an anderen Stellen buchtet es sich dagegen festonartig stark hervor, ohne abzureißen, was auf einen bedeutenden Kohäsionsgrad der Z-Membran hinweist. c Abgehobene Sarkolemmblase einer anderen Muskelfaser, an welcher sehr deutlich einige in der Höhe der Z-Elemente gelegene Plasmazüge sichtbar sind. Nach Ponomarewa aus Gurwitsch.

Auf Grund dieser Vorstellungen haben die betreffenden Autoren dann auch physiologische Theorien der Kontraktion aufzustellen und zu begründen versucht. „Da diese Vorstellung weder beweisbar noch für eine eventuelle physiologische Verwertung irgendwie fruchtbar werden kann, können wir derselben keinen Erkenntniswert beimessen. Hypothesen über submikroskopische Einheiten, welche auf Grund rein morphologischer Erwägungen aufgestellt werden, dürften wohl stets steril bleiben.“ Wir schließen uns diesem Urteil von Gurwitsch vollkommen an und weisen auf die Bemerkungen hin, die wir in einem früheren Abschnitt ganz allgemein über die Wertlosigkeit derartiger Hypothesen gemacht haben.

Zum Schluß erhebt sich noch die Frage nach den **statischen** Verhältnissen in der quergestreiften Muskelfaser. Die geringe Breiten-

dimension bei oft außerordentlicher Länge erfordert bei dem hohen Grad der Stabilität und Zugfestigkeit, die die Muskelfaser besitzt, doch weitgehende feste Skelettbildungen. Wir haben nun schon oben in dem Sarkolemm und den Zwischenscheiben diese festen elastischen Strukturen kennen gelernt. Für die statische Funktion dieser beiden Gebilde läßt sich auch der Umstand anführen, daß das Sarkolemm sowohl experimentell als vielleicht auch normalerweise unter bestimmten Verhältnissen von der Faser sich abheben läßt (Festons) (Abb. 161). Der Auffassung, daß den durch Sarkolemm und Zwischenscheiben gebildeten Kämmerchen in erster Linie die statische Funktion der Muskelfaser zuzuschreiben ist, stimmt auch Heidenhain zu, der sonst ein eifriger Anhänger der Fibrillentheorie ist. Doch kann man, abgesehen davon, daß bei manchen Fasern, z. B. *Petromyzon*, die Z-Membranen überhaupt fehlen, die große Hinfälligkeit derselben wieder dagegen anführen. Jedenfalls ist die Möglichkeit, daß es sich nicht um konstante Skelettgebilde, sondern um reversible, aus dem Sarkoplasma ausscheidbare Gellamellen handelt, nicht völlig ausschaltbar, was aber ihrer funktionellen Wirkung keinen Eintrag zu tun braucht.

Abb. 162

Abb. 162. Teil einer Muskelfaser einer *Otiorhynchus mastix*. Die Hälfte einer Kontraktionswelle. Hell = isotrope, schwarz = anisotrope Substanz. Nach Rollet aus Gurwitsch.

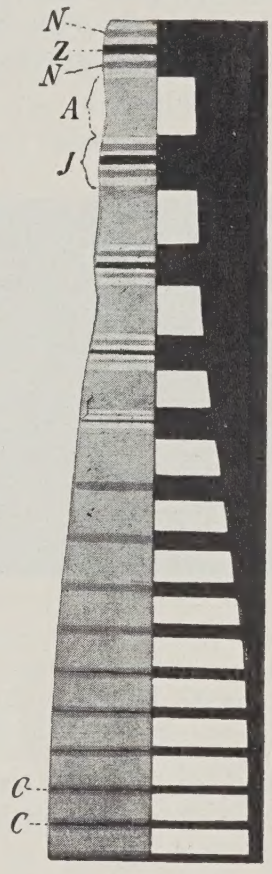


Abb. 163.

Abb. 163. Verhalten der sich kontrahierenden quergestreiften Muskelfasern in polarisiertem Lichte. *Z* Zwischenstreifen, *A* anisotrope, *J* isotrope Substanz, *N* Nebenscheibe, *C* Kontraktionsstreifen. Nach Engelmann aus Schneider.

β) Die Vorgänge der Kontraktion.

Die Verkürzung der Muskelfaser vollzieht sich unter Dickerwerden der einzelnen kontraktilen Elemente bei gleichem Volumen. Am fixierten Objekt läßt sich dabei eine sogenannte Umkehr der Querstreifung wahrnehmen, indem die ganze Kammer schwach gefärbt erscheint und nur zu beiden Seiten des Z-Streifens stärker gefärbte Streifen auftreten (Abb. 160, 162). Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß diese neuen Streifen nur vorgetäuscht werden durch die zwischenfibrillären I-Körner, die bei der Kontraktion gegen die Zwischenmembran gedrängt und dort angehäuft werden. Das Schwinden des Unterschiedes zwischen den I- und A-Schichten hängt dagegen wohl mit einer Zustandsänderung dieser Schichten zusammen, was sich daraus ergibt, daß im

lebenden Objekt auch die Unterscheidbarkeit der beiden Schichten schwindet, was jedoch von Hürthle in Abrede gestellt wird.

Engelmann hatte nun früher auf Grund von Messungen an fixiertem Material angegeben, daß bei der Kontraktion die anisotrope Schicht an Volumen zunehme auf Kosten der isotropen, indem die relative Höhe der beiden Schichten bei der Verbreiterung sich verschieden verhalte und die isotrope eine relativ viel größere Abnahme hinsichtlich der Höhe zeige (Abb. 163). Hürthle hat dagegen neuerdings auf Grund von kinematographischen Aufnahmen der lebenden Fasern die Angaben von Engelmann nicht bestätigen können und ist vielmehr gerade zu dem entgegengesetzten Resultat gekommen, daß die anisotropen Schichten bei der Kontraktion stark abnehmen, die einfach brechenden (I) Schichten aber nicht, sondern im Gegenteil an Höhe noch etwas gewinnen. Der Sitz der Verkürzung ist also nach Hürthle

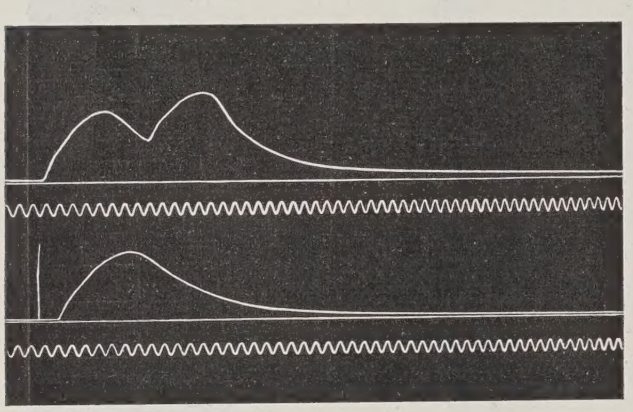


Abb. 164. Einfache und summierte isotonische Muskelzuckungen. Bei der unteren Kurve ist der Reizmoment aufgezeichnet. Unter jeder Kurve ist die Zeit mit einer Stimmgabel von 100 Schwingungen in der Sekunde aufgezeichnet. Aus Fröhlich.

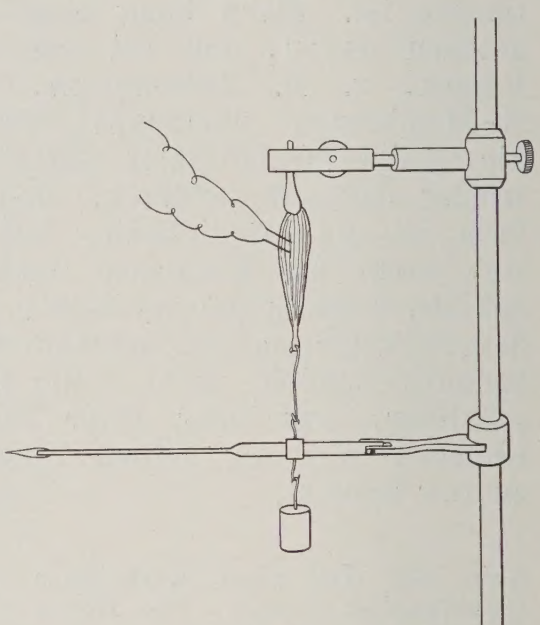


Abb. 165. Vorrichtung zur Aufzeichnung einer Muskelzuckung. Aus Fröhlich.

ausschließlich die doppelbrechende Schicht. Die Entscheidung über diese Frage muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben.

Die quergestreiften Muskeln verkürzen sich, wie die Myoneme, nur auf besondere Reize hin, die normalerweise von dem Zentralnervensystem ausgehen. Die Kontraktion erfolgt dabei sehr rasch, während sie sich bei den glatten Muskeln erheblich langsamer vollzieht. Auch an dem isolierten herauspräparierten Muskel kann sie durch Reize ausgelöst werden, und man bedient sich dabei vornehmlich elektrischer Reize durch Induktionsströme, die sich am besten dosieren lassen und daher zu physiologischen Untersuchungen am geeignetsten sind. Ein isolierter Muskel antwortet auf einen Induktionsschlag mit einer Muskelzuckung, d. h. einer rasch vorübergehenden Verkürzung und Verdickung ohne Volumenveränderung. Der Verlauf einer Zuckung kann durch Übertragung mittels eines Hebels mit Schreibspitze graphisch aufgenommen und seine einzelnen Perioden zeitlich festgelegt werden, wie die beiliegende Kurve zeigt (Abb. 164 u.

165). Man belastet dabei den aufgehängten Muskel mit einem Gewicht und läßt ihn nun bei annähernd gleicher Spannung sich verkürzen und Arbeit verrichten, d. h. das Gewicht heben. In diesem Falle spricht man von isotonischer Kontraktion. Läßt man dagegen den Muskel gegen eine starke Feder anziehen, so daß er sich so gut wie nicht verkürzen kann, so entwickelt er nur Spannung, und man spricht dann von isometrischer Kontraktion. Für die energetischen Untersuchungen der Muskeltätigkeit bietet das letztere Verfahren große technische und theoretische Vorteile. Nur auf diese Weise läßt sich auch die maximale Arbeit eines Muskels messen und berechnen.

Eine isotonische Zuckung dauert beim Skelettmuskel vom Frosch etwa 0,10—0,17 Sekunden. Doch ist die Zuckungsdauer je nach der Art des Muskels und nach Tierart verschieden. Die Zuckung der glatten Muskeln verläuft viel gestreckter. Sie dauert oft 50—100 Sek., wobei die Erschlaffungsphase erheblich längere Zeit beansprucht als die Kontraktionsphase.

Reizt man einen Muskel nun rhythmisch mit maximalen Reizen, so werden die Kontraktionen immer schwächer und hören schließlich völlig auf. Es ist ein Stadium der Ermüdung eingetreten. Läßt man den Muskel dann einige Zeit ruhen, so erholt er sich wieder. Die Erholung ist nur bei Anwesenheit von Sauerstoff möglich.

Die bisher erörterte einfache Muskelzuckung spielt nun im eigentlichen Lebensprozeß eine untergeordnete Rolle. Die Bewegung, die die Muskeln, vor allem die Skelettmuskeln, ausführen, bestehen ja nicht in kurzen, in Bruchteilen einer Sekunde sich abspielenden Kontraktionen, sondern in lang andauernden Verkürzungen. Diese Dauerverkürzung nennt man Tetanus. Am ausgeschnittenen Muskel kann man einen Tetanus in der Weise erzeugen, daß man ihn mit rasch aufeinanderfolgenden Induktionsschlägen reizt. Indem auf diese Weise jede Zuckung, noch ehe sie zum Abklingen gekommen ist, von einer neuen überlagert wird, kommt durch eine Art Superposition ein Grad der Muskelwirkung zustande, der die Hubhöhe der einzelnen Zuckungen weit übersteigt. Ein kontinuierlicher Tetanus läßt sich für eine Muskelart mit um so geringerer Reizfrequenz erzielen, je langsamer die Einzelzuckung der betreffenden Art verläuft. So sind beim Froschmuskel 12—20, bei roten Muskeln des Kaninchens 10, bei glatten Muskeln nur 6 und weniger Reize pro Sekunde notwendig, um einen kontinuierlichen Tetanus zu erzielen.

γ) Die chemischen und energetischen Vorgänge der Muskelkontraktion.

Die chemischen und energetischen Vorgänge der Muskeltätigkeit haben in den letzten Jahren von zwei Seiten her eine weitgehende Aufklärung erfahren, einmal durch die genauen thermischen Messungen der einzelnen Etappen der Muskeltätigkeit durch Hill und seine Mitarbeiter und dann durch die chemischen und thermodynamischen Studien von Meyerhof. Von besonderer Bedeutung ist dabei der Umstand, daß die Ergebnisse dieser beiden verschiedenen Forschungsmethoden in vollen Einklang gebracht werden konnten, so daß heute fast ein ge-

schlossenes Bild der chemischen und energetischen Vorgänge der Muskelkontraktion entworfen werden kann.

Nachdem früher schon von Fick, Pettenkofer und Voit als Energiequelle der Arbeitsleistung bei der Muskeltätigkeit in erster Linie das Glykogen erkannt worden war, hat Meyerhof gezeigt, daß auch am isolierten Muskel die Energie vollständig aus der Oxydation dieses Kohlehydrates stammt. „Arbeitet der Muskel in Sauerstoffatmosphäre, so verringert sich seine Glykogenmenge, Sauerstoff wird verbraucht, Kohlensäure gebildet, und zwar genau in äquivalenten Mengen, und es ist eine gewisse Menge Arbeit geleistet, die nach der Forschung verschiedener Autoren unter besonders günstigen Bedingungen 30—40 % der Oxydationswärme betragen kann." Damit ist natürlich nur die Bilanz des Prozesses gegeben und wir erfahren nichts über den Weg der Energietransformation. Nun hat sich gezeigt, daß der Muskel auch bei Sauerstoffabschluß unter anaëroben Bedingungen längere Zeit Arbeit zu leisten vermag, so in einer Lösung von Stickstoff oder bei Vergiftung durch Blausäure, die nach Weiszäcker die Oxydation völlig hemmt. Dabei kommt es, wie Fletscher und Hopkins zuerst gefunden haben, zu einer Anhäufung von Milchsäure, die jedoch bei Zufuhr von Sauerstoff wieder verschwindet. Durch Sauerstoffzufuhr wird ein erschöpfter Muskel wieder reaktionsfähig und diese Erholungsreaktion ist mit einem gesteigerten Sauerstoffverbrauch verbunden. Man nahm zuerst an, daß die angehäufte Milchsäure verbrannt würde und dazu der Verbrauch von Sauerstoff bei der Erholung diente. Diese Auffassung führte jedoch zu großen thermodynamischen Schwierigkeiten. Meyerhof klärte nun diese Frage, indem er fand, daß der zur Erholung notwendige Sauerstoffverbrauch nur $^1/_3$—$^1/_4$ so groß ist, als zur restlosen Verbrennung von Milchsäure notwendig wäre. Daraus folgt, daß $^3/_4$ der Milchsäure anaërob verwandelt und nur der Rest von $^1/_4$ verbrannt wird. Die nicht verbrannte, in der Erholungsperiode verschwindende „Milchsäure wird nun vollständig in Glykogen zurückverwandelt, zu demselben Glykogen, aus dem sie bei der Reizung entstanden ist, und zwar entspricht die Kohlehydratzunahme zahlenmäßig genau dem nicht verbrannten Teil der verschwundenen Milchsäure".

Bei der großen Bedeutung, die diese chemische Rückverwandlung für die Muskelphysiologie besitzt, sei ein solcher Versuch nach Meyerhof in folgender Tabelle wiedergegeben:

Froschschenkel 15 Minuten durch Einzelinduktionsschläge ermüdet (60 pro Minute), dann die eine Hälfte verarbeitet, die andere 23 Std. bei 14° der Erholung überlassen.

Die Muskeln enthalten in Milligramm pro 1 g:

	Vor Erholung	Nach Erholung	Differenz
Glykogen als Glukose berechnet	3,37	4,75	+ 1,38
Übrige Kohlehydrate als Glukose berechnet	2,01	1,66	— 0,35
Zusammen	5,38	6,41	+ 1,03
Milchsäure	2,56	0,44	— 2,12

Sauerstoffversuch: 0,66 mg O_2 Erholungsverbrauch + 0,54 mg O_2 Ruheverbrauch: zusammen 1,20 mg Sauerstoff, welche 1,12 mg Milchsäure oder Zucker verbrennen. Von den 2,12 mg Milchsäure sind mithin der Rest, gleich 1,00 mg, anaërob verschwunden. Dafür sind 1,03 mg Kohlehydrate neu gebildet.

Die beiden sich bei der Kontraktion und der Erholung abspielenden Vorgänge, die anaërobe Umwandlung von Glykogen in Milchsäure und die umgekehrte oxydative sind nun aber nichts anderes, als die Zerlegung der normalen, sich dauernd abspielenden Ruheatmung des Muskels in zwei getrennte Teilvorgänge. Denn genau dieselben Beziehungen zwischen Glykogen und Milchsäure konnte Meyerhof auch für die Ruheatmung nachweisen. „Nicht nur in der Erholung bringt ein Teil Sauerstoff die drei- bis vierfache Milchsäure zum Verschwinden, als er verbrennen kann, sondern in der Ruheatmung hindert er eine ebensolche Menge von Milchsäure am Entstehen. Also ist auch in der Ruheatmung die Milchsäure kein einfaches Intermediärprodukt des Zuckerzerfalls, sondern auch hier werden drei- oder viermal soviel Milchsäuremoleküle gebildet, wie verbrennen.“ Nur sammelt sich hier in Gegenwart von Sauerstoff keine Milchsäure an und der Rest wandelt sich stets in Glykogen zurück. Auch bei der Arbeit in Sauerstoff tritt Milchsäure auf und schwindet auch hier erst nach der Kontraktion. Der ganze Prozeß vollzieht sich mithin nach folgender Formel:

Veratmung von Glykogenmolekül im Muskel.

1. Anaërobe Phase.

$$4/n \text{ Glykogen}^{1}) + 4\ H_2O \rightarrow 4 \text{ Glukose} \rightarrow \underbrace{1 \text{ Glukose} + 6 \text{ Milchsäure}}_{\text{(bzw. 8 Milchsäure)}}$$

2. Oxydative Phase.

$$\underbrace{1 \text{ Glukose} + 6 \text{ Milchsäure}}_{\text{(bzw. 8 Milchsäure)}} + 6\ O_2 - 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 3 \text{ Glukose} \rightarrow 3/n \text{ Glykogen} + 3\ H_2O$$

Die volle Bedeutung der von Meyerhof ermittelten chemischen Umsätze bei der Muskeltätigkeit ergibt sich jedoch erst durch ihren Vergleich mit den Vorgängen bei der Wärmebildung. Schon Helmholtz und Fick hatten gefunden, daß am isolierten Muskel bei der Betätigung Erwärmung eintritt. Durch außerordentliche Verfeinerung der thermoelektrischen Untersuchungsmethoden konnte nun Hill nachweisen, daß die produzierte Wärme sich aus zwei Summanden zusammensetzt, aus der sogenannten initialen, bei dem Kontraktionsvorgang gebildeten Arbeitswärme und aus einer langsam entstehenden, in der Erholungsphase auftretenden Restitutionswärme. Bei Untersuchung von isometrisch gereizten Muskeln in Anaërobiose fällt letztere aus. Das Verhältnis der initialen zur Restitutionswärme ist nach Hill

1) Für Glykogen ist als Formel zugrunde gelegt n $(C_6H_{10}O_5)$.

ungefähr 1:1. Diese Befunde ließen sich nun in völlige Übereinstimmung mit den chemischen Umsätzen bringen. Zunächst hat Meyerhof feststellen können, daß genau quantitative Beziehungen bestehen zwischen der auf den Reiz hin entwickelten Muskelspannung und der gleichzeitig dabei gebildeten Milchsäuremenge. Das legt den Schluß nahe, daß die Übertragung der chemischen Energie auf die kontraktilen Elemente durch die Milchsäure geschieht, die man mit Meyerhof als „Verkürzungssubstanz" bezeichnen kann. Die Verfolgung der thermodynamischen Verhältnisse bei der Bildung, teilweisen Verbrennung und Rückverwandlung der Milchsäure haben ergeben, daß von insgesamt 940 Kal., die für in 1 g in Reaktion tretenden Zucker anzusetzen sind, etwa 400 Kal. in die Arbeitsphase und 540 Kal. auf die oxydative Erholungsphase fallen. Wie man sieht, entspricht das ungefähr den Befunden von Hill, welcher etwa die Hälfte der Wärme bei der Zuckung, die andere Hälfte nach derselben in der Erholung auftreten sah.

Durch weitere Verfeinerung der Methoden gelang neuerdings Hill und Hatree bei isometrischer Kontraktion der wichtige Nachweis, daß auch noch die initiale Wärmebildung in einen bei der Kon-

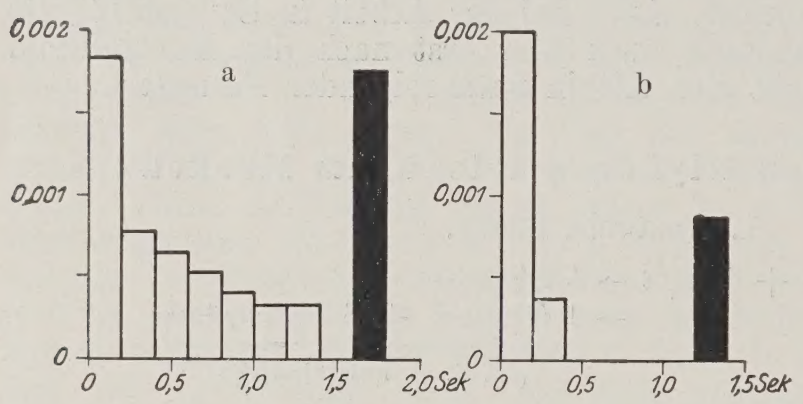


Abb. 166. a Tetanus von 1,2 Sek., b Tetanus von 0,1 Sek. Ordinate: Kal. pro 1 g Muskel in 0,2 Sek. Abszisse. Zeit in Sekunden. Nach Hill und Hartree.

traktion und in einen bei der Erschlaffung auftretenden Teil zerlegt werden kann. Die Abb. 166 zeigt ein solches typisches Ergebnis. Die Abszisse bedeutet die Zeit in Sekunden, die Ordinate Kal. pro Gramm Muskel. Wir sehen, daß im ersten Moment eine beträchtliche Wärmemenge entsteht, die bei längerer Reizdauer noch während derselben absinkt, dann folgt ein wärmefreies Intervall und zum Schluß wird plötzlich eine weitere Wärmemenge abgegeben, die bei längerem Andauern der Reize größer wird und die zuerst abgegebenen übertreffen kann (schwarzes Rechteck). Im Gegensatz zur Restitutionswärme ist diese zweite Wärmebildung bei Anwesenheit und Abwesenheit von Sauerstoff völlig gleich. Sie gehört also unbedingt der Tätigkeitsphase an. Innerhalb derselben entstammt sie, wie die englischen Forscher durch Variieren der Kontraktionszeit bei verschiedenen Temperaturen beweisen konnten, der Erschlaffung des Muskels. Sie folgt stets unmittelbar auf die Entspannung. Wir können somit bei der Muskeltätigkeit vier Phasen in dem Vorgang der Wärmeproduktion unterscheiden. „Die erste Phase, in der explosiv vom Reizbeginn an die Wärme auftritt, entspricht der zunehmenden Spannung, die zweite mit geringerer Wärmebildung dem Aufrechterhalten der Spannung und die dritte wieder erheblich stärkere Wärmeproduktion dem Erschlaffungsvorgang. Erst einige Sekunden später beginnt, und zwar nur in Sauerstoff, die

sich lang hinziehende vierte Phase der Wärmebildung, die Restitutionswärme.“ Nach Hill ist die Erschlaffungswärme nichts anderes als die umgewandelte Spannungsenergie des Muskels, die, weil sie infolge der isometrischen Kontraktion nicht in Arbeit umgewandelt werden konnte, im Moment der Erschlaffung irreversibel als Wärme zerstreut wird.

Die isometrische Erschlaffungswärme kann nun nicht chemischen Ursprungs sein, da die sich dabei nach Meyerhof abspielenden chemischen Vorgänge völlig andere thermodynamische Werte ergeben. Die Erschlaffungswärme wird daher mit der räumlichen Entfernung der Milchsäure, die wir als die Verkürzungssubstanz schon kennen gelernt haben, von den Verkürzungsorten im Muskel in Verbindung gebracht werden müssen. Unter Zugrundelegung der letzteren Hypothese kann man daher mit Meyerhof folgendes Bild von den Vorgängen bei der Muskelkontraktion entwerfen. „Betrachten wir zuerst den sich frei kontrahierenden Muskel. Auf den Reiz hin entsteht an den Verkürzungsorten eine gewisse Menge Milchsäure, die starke kapilläre Affinitäten zu den kontraktilen Elementen der Fibrillen besitzt und durch Änderung der Oberflächenspannung, Wasserverschiebung oder dgl. die Formänderung des Muskels hervorruft. Dabei tritt eine Wärmetönung auf, entsprechend (1) der chemischen Bildungswärme der Milchsäure, (2) der physikalischen Wärme der Formänderung, die wir als Quellungswärme oder Adsorptionswärme auffassen können. Bei der Erschlaffung muß die Milchsäure von den Verkürzungsorten entfernt werden (3); dazu ist der Aufwand von Arbeit nötig, welcher mindestens so groß ist wie die freie Energie des physikalischen Vorgangs 2, weil er ausreichen muß, diesen vollständig rückgängig zu machen. Wir wollen annehmen, daß diese Arbeit gegeben ist durch adsorptive Affinitäten des umgebenden Muskelplasmas zu Milchsäure (4); diese Bindungsaffinität der Milchsäure soll gerade hinreichen, ihre Entfernung von den Verkürzungsorten hervorzurufen, aber da der Muskel ökonomisch arbeitet, soll ihre freie Energie nur wenig größer sein als dazu erfordert wird, mithin auch nur wenig größer als die des Prozesses 2 sein. Setzen wir nun die Wärmetönung der Vorgänge den Änderungen der freien Energie der Einfachheit halber gleich, trotzdem dies thermodynamisch nicht exakt ist, so würde die positive Wärmetönung des Vorganges 4 gerade die negative des Vorganges 3 kompensieren, und während die Wärmen 1 und 2 bei der Verkürzung auftreten, würde die Erschlaffung nur mit ganz geringer Erwärmung verlaufen.“

„Nun bei der isometrischen Tätigkeit: Auch hier entsteht Milchsäure an den Verkürzungsorten (1); infolgedessen machen sich dort die gleichen kapillaren Affinitäten geltend wie im vorigen Fall, aber wegen weitgehender Verhinderung der Formänderung bleibt auch die mit ihr verbundene Wärme 2 (z. B. Quellungswärme) zum größten Teil aus. Es kommt nur die geringere Wärmebildung (2′) zustande. Dementsprechend ist auch die Rückgängigmachung dieses Zustandes nicht mit der obigen negativen Wärmebildung 3, sondern mit einer viel geringeren (3′) verbunden. Jetzt aber wird die Milchsäure durch dieselben Affinitäten des Muskelplasmas fortgezogen als im vorigen Fall, d. h. durch den mit der Wärme 4 verbundenen Vorgang. Diese Wärme übertrifft nunmehr die negative Wärme 3′ um ein beträchtliches: so muß

es bei isometrischer Tätigkeit zum Auftreten der Erschlaffungswärme kommen, welche bei isotonischer Kontraktion ausbleibt."

δ) Theorie der Muskelkontraktion.

Unsere letzten Betrachtungen haben gewissermaßen schon eine völlige Theorie der Muskelkontraktion enthalten, die zudem den Vorteil hatte, auf eine Reihe wohlbegründeter experimenteller Feststellungen aufgebaut zu sein und nur wenige hypothetische Hilfsannahmen zu enthalten. Zu den noch nicht gelösten Fragen gehört vor allem die, wie die chemische Energie in Arbeit umgewandelt wird, die Frage, die hauptsächlich die älteren Theorien der Muskelkontraktion behandelt haben. Solche Theorien oder richtiger Hypothesen der Muskelkontraktion sind in der physiologischen Literatur bekanntlich in großer Anzahl aufgetaucht, ohne daß eine derselben sich früher allgemeine Anerkennung hätte verschaffen können. Die neuen chemischen und energetischen Kenntnisse geben uns nun zusammen mit den histologischen Befunden eine weit gesichertere Grundlage zur Beurteilung derselben. Eine Wärmekraftmaschine, wie die früheren thermodynamischen Hypothesen es annehmen, kann danach der Muskel unmöglich sein. War diese Annahme schon früher, wie Fick dargetan hat, bei dem Wirkungsgrad von 30 %, den die Muskelarbeit aufweist, nach dem zweiten Wärmesatz im höchsten Grade unwahrscheinlich, so ist sie heute völlig ausgeschlossen, nachdem gezeigt ist, daß die Arbeit nicht durch eine Verbrennung, sondern durch einen gärungsartigen Zerfall von Glykogen in Milchsäure zustande kommt. Die Wärmetönung dieses Prozesses ist aber viel zu gering, als daß die freiwerdende Wärme die Arbeit geliefert haben könnte. Dagegen lassen sich die neuen Erkenntnisse sehr gut in Einklang bringen mit einer chemodynamischen Theorie (direkte Umwandlung der chemischen in mechanische Arbeit), bei der als mechanische Energie die Oberflächenenergien in Anspruch genommen werden können. Die Muskelarbeit besteht ja in einer Verkürzung der Fasern bei gleichem Volumen, ein Vorgang, der mit einer Verminderung der Größe der Oberfläche und somit mit einer Erhöhung der Oberflächenspannung verbunden ist. Wenn sich die oben gegebene Darstellung, wonach die einzelnen Kämmerchen selbständig durch Membranen abgegrenzte Teile darstellen, deren Aggregatzustand vermutlich als ein flüssiger oder doch leicht deformierbarer anzusehen ist, sicherstellen ließe, so könnte darin auch die histologische Basis für das Zustandekommen derartig großer Arbeitsleistungen, wie wir sie im Muskel finden, gegeben sein, da infolge der Gliederung der kontraktilen Substanz nach Länge und Quere außerordentlich große Oberflächen für die Wirkung der Oberflächenenergien geboten werden. Leider aber stehen der Lösung der Frage nach dem Aggregatzustand der kontraktilen Elemente des quergestreiften Muskels bisher noch unüberwindliche Hindernisse entgegen. Neben der reinen Oberflächenwirkung könnten daher auch sehr gut noch Quellungen (Hydratation) und Entquellungen (Deshydratation) eine Rolle spielen. Eine Beteiligung der Oberflächenkräfte wird aber wohl auf jeden Fall dabei anzunehmen sein: Es ist zu hoffen, daß die weiteren Forschungen auf den von Hill und Meyerhof gezeigten Bahnen nicht nur die oben erwähnten hypothetischen Lücken

in Bälde durch sichere Erkenntnisse ausfüllen werden, sondern daß sie auch das letzte Ziel der Muskelphysiologie, eine gesicherte Theorie der gesamten dabei wirksamen Kräfte zu geben, herbeizuführen vermögen.

Zum Schluß sei noch auf einen Punkt hingewiesen, der vielleicht bei künftigen Forschungen auf diesem Gebiete noch fruchtbar werden kann. Die neuen chemischen und energetischen Resultate sind bisher alle nur am quergestreiften Muskel erzielt, während an glatten Muskeln und Myonemen derartige Untersuchungen noch nicht ausgeführt wurden. Demgegenüber beziehen sich alle unsere genaueren Kenntnisse über Aggregatzustand und statische Verhältnisse nur auf glatte Muskelzellen und Myoneme (Koltzoff), während der Klärung dieser Verhältnisse beim quergestreiften Muskel große Schwierigkeiten entgegenstehen. Es läßt sich wohl erwarten, daß durch Ausdehnung der chemisch-energetischen Untersuchungen auf verschiedene Typen von glatter Muskulatur und durch Kombination mit der Koltzoffschen Forschungsrichtung, gerade wegen der größeren Variation der glatten Muskeln in Bau und Bewegungsvorgang, noch wesentlich weitere Einblicke in die innere Muskelmechanik gewonnen werden können, ja daß vielleicht hier die letzten Probleme der Muskelkontraktion im Sinne der Oberflächentheorie geklärt werden können. Würden diese Vermutungen sich in positive wissenschaftliche Ergebnisse umsetzen lassen, so würde damit allen aktiven Bewegungserscheinungen der lebenden Systeme ein einziges physikalisches Prinzip zugrunde liegen, und eines der großen Probleme des Lebens, die Kontraktilität, wäre in einheitlicher Weise erklärt. Doch das ist weit vorauseilende Spekulation. Immerhin mag auch einmal ein derartiger Flug ins Ungewisse erlaubt sein, wenn man sich nur dabei bewußt bleibt, daß diese Spekulationen nur durch exakte experimentelle Arbeit in gesicherte wissenschaftliche Erkenntnis verwandelt werden können.

B. Indirekte Bewegungen.

1. Gleitbewegung unter Sekretion.

Bei einer Reihe von einzelligen Organismen finden wir merkwürdige gleitende Vorwärtsbewegungen, die ohne besondere Körperbewegung und ohne Tätigkeit von motorischen Organellen vor sich gehen kann, wobei aber am Hinterende eine Gallertspur zurückbleibt. Gleitbewegungen zeigen vor allen Dingen die Gregarinen und die agamen Fortpflanzungsformen von Coccidien und Plasmodien, wobei jedoch gleichzeitig noch peristaltische Kontraktionen der Tiere zur Beobachtung kommen. Ähnliche Bewegungen treffen wir ferner bei Diatomeen, Desmidiaceen und einem Teil der Cyanophyceen, hier jedoch ohne Kontraktion des Körpers, die bei diesen pflanzlichen, in einer festen Zellmembran eingeschlossenen Organismen nicht möglich ist.

Betrachten wir zunächst die Bewegung der Gregarinen. Schewiakoff suchte die Bewegung mit der Annahme zu erklären, daß die Gallerte, die zwischen Poren und Cuticula in Längsstreifen ausgeschieden wird, auf der Unterlage festklebe, und daß der bei der dauernden Ausscheidung sich verlängernde Gallertstiel die Tiere rein

passiv vorwärtsschiebe. Den dabei zustande kommenden Gallertstiel kann man durch Untersuchung in Tuscheemulsionen sehr schön zur Darstellung bringen (Abb. 167). Crawley dagegen hielt die Gallertausscheidung für eine nebensächliche Folge der Bewegung und suchte letztere auf die Kontraktion der Myoneme zurückzuführen. Durch kleine Myonemkontraktionen sollten bei gleichzeitigem Stemmen gegen die Unterlage in ähnlicher Weise etwa wie die Regenwürmer die Gregarinen sich vorwärtsschieben.

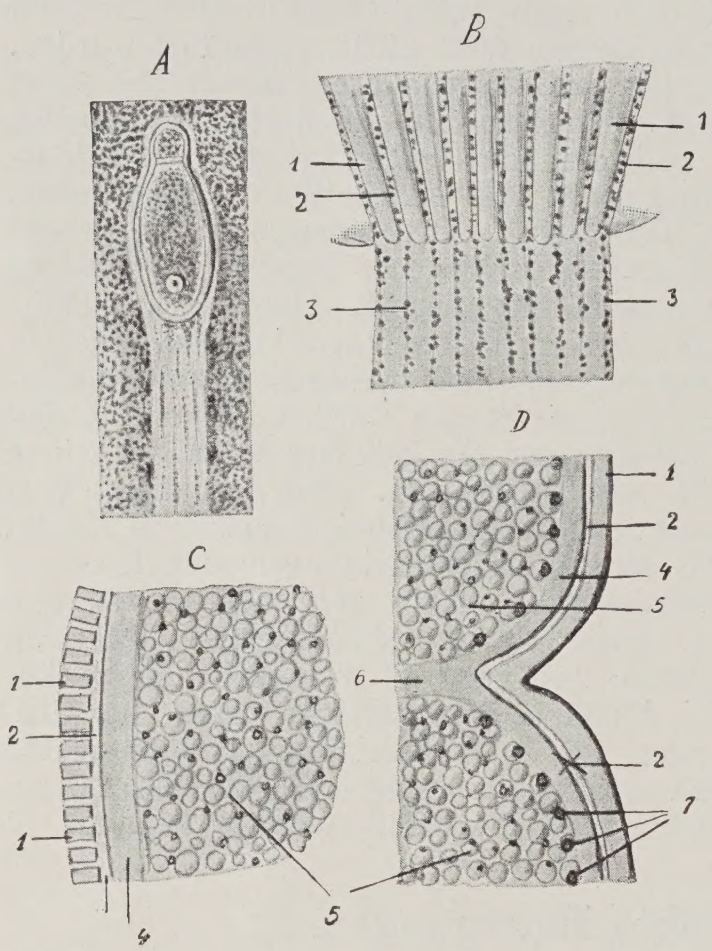
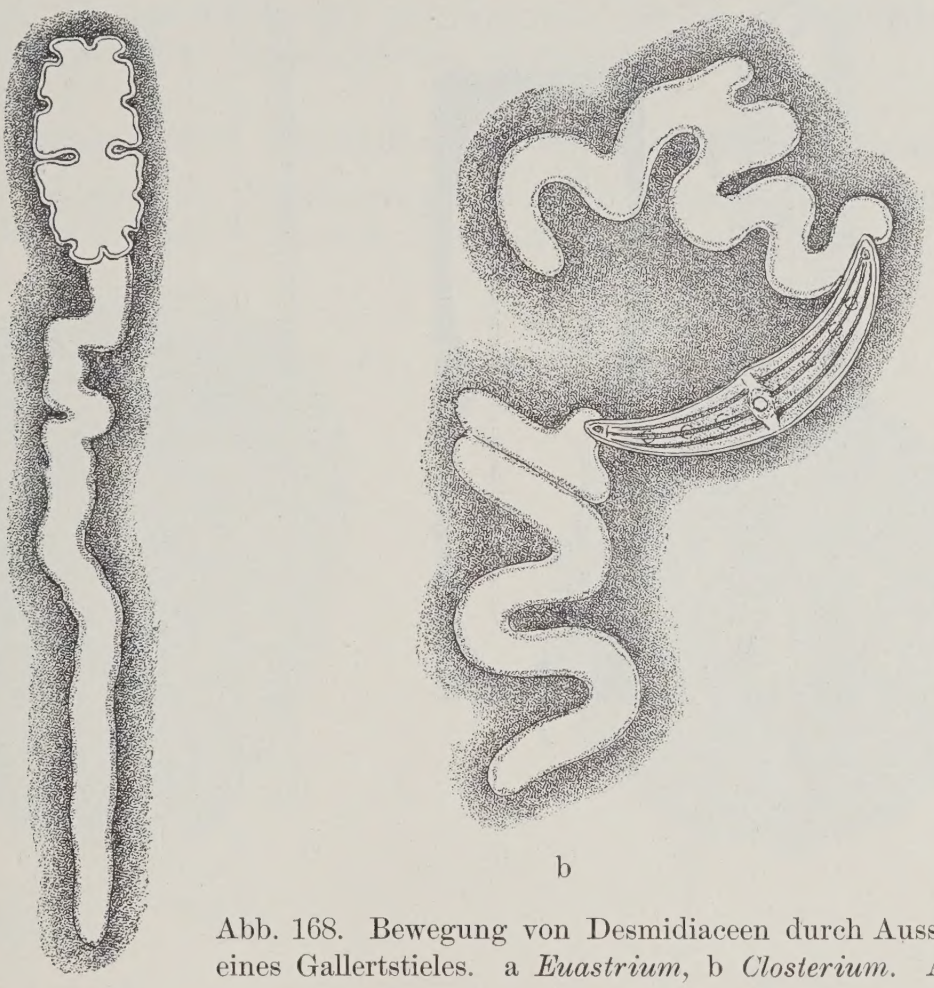


Abb. 167. *Clepsidrina Munieri* Schneid. A In Bewegung begriffenes Tier, welches in fein zerriebener Tusche eine Gallertspur hinterläßt. B Hinterende desselben. *1* Cuticularippen, *2* Furchen, *3* austretende Gallertfäden. C Stück eines Querschnittes. D Stück eines Längsschnittes. *1* Cuticula mit Rippen, *2* Gallertschicht, durch die Furchen nach außen offen. *4* Ektoplasma, *5* Entoplasma, *6* Fortsetzung des Ektoplasmas als Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit, *7* Muskelfibrillen. Aus Lang nach Schewiakoff.

Neue Versuche von Sokoloff haben nun ergeben, daß beide Erklärungen nicht zutreffen. Zunächst läßt sich zeigen, daß bei längerem Verweilen der Gregarinen in Salzlösungen, wie auch in alkalischen Medien die aktiven Kontraktionsbewegungen völlig verschwinden, während die passiv gleitende Bewegung normal weitergeht. Umgekehrt kann in sauren Medien zuweilen eine starke Aktivität ohne Fortgleiten wahrgenommen werden. Ohne daß die Gregarine sich von der Stelle bewegt, vollführt sie lebhafte Kontraktionsbewegungen. In der aktiven Kontraktion kann daher nicht die Ursache der gleitenden Ortsbewegung zu suchen sein, wie das Crawley gemeint hat. Auf der anderen Seite kann man aber die ausgeschiedene gallertige Substanz bei Untersuchungen in 1-proz. NaCl-Lösung rasch zur Auflösung bringen, so daß dann kein fester Gallertstiel, wie Schewiakoff annimmt, zustande kommt. Mithin kann auch seine Ansicht nicht zutreffend sein. Dagegen hat das schon oben genannte Ergebnis, daß die Gregarinen in sauren Medien zwar ihre Kontraktilität beibehalten, jedoch wegen Unterdrückung der Gallertausscheidung nicht mehr befähigt sind, sich gleitend vorwärts zu bewegen, insofern einen richtigen Kern der Schwiakoffschen Anschauungen klargestellt, als eben die gleitende Bewegung mit der Ausscheidung gallertiger Substanzen in ursächlichem Zusammenhang steht. Sokoloff hat daher die Arbeitshypothese aufgestellt, daß die fortschreitende Bewegung der

Gregarinen durch die Kraft der Reaktion erklärt werde, welche bei der Abscheidung der gallertigen Substanz entsteht. Eine physikalische Begründung dieser Hypothese wird aber infolge der mikroskopischen Größe des Objekts und infolge der mangelhaften Bearbeitung der Frage über das Ausströmen von Flüssigkeiten aus Kapillaren sehr schwer zu erreichen sein.

Prell hat die Meinung geäußert, daß die Lokomotion der Gregarinen durch den Quellendruck des sezernierten Schleimes erfolge, der dadurch auf der Oberfläche des Tieres entlang fließe. Auch diese Hypothese dürfte zurzeit kaum zu beweisen sein.



a b

Abb. 168. Bewegung von Desmidiaceen durch Ausscheidung eines Gallertstieles. a *Euastrium*, b *Closterium*. Aus Oltmanns.

Auch bei Desmidiaceen findet sich eine gleitende Bewegung unter Ausscheidung von Gallerte (Abb. 168). Letztere wird durch Poren in der Zellulosemembran ausgeschieden. Bei *Closterium* kommt dazu noch eine Erhebung des einen Endes der Zelle von der Unterlage, die 10—50° betragen kann. Dieses frei ins Wasser ragende Ende kann nun gleichzeitig pendelnde Bewegungen ausführen. Manche Arten kehren nach einiger Zeit die beiden Enden um, indem sich jetzt das obere auf der Unterlage anheftet und Schleim ausscheidet und das entgegengesetzte Ende sich erhebt. Arten wie *Closterium moniliferum* machen dabei direkt Purzelbäume. Daß bei diesen Bewegungsvorgängen der Desmidiaceen ebenso wie bei den Gregarinen die Schleimausscheidung eine Rolle spielt, steht wohl außer Frage. Eine eingehendere Analyse liegt darüber jedoch nicht vor. Von Interesse ist nur die

Beobachtung von Schröder, daß die Zellen wenig Gallerte in konzentriertem Zustande sezernieren, die aber nach der Ausscheidung eine fast unbegrenzte Quellungsfähigkeit aufweist. Die auf der beigegebenen Abbildung in Tusche sichtbar gemachten Schleimfäden sind in nur einstündiger Arbeit von den Zellen gebildet (Abb. 168).

Auf dem gleichen Vorgang der Schleimausscheidung durch Poren in der Zellmembran beruht die gleitende Bewegung vieler Cyanophyceen (Blaualgen), die ebenfalls ihre Bewegungsrichtung im Gegen-

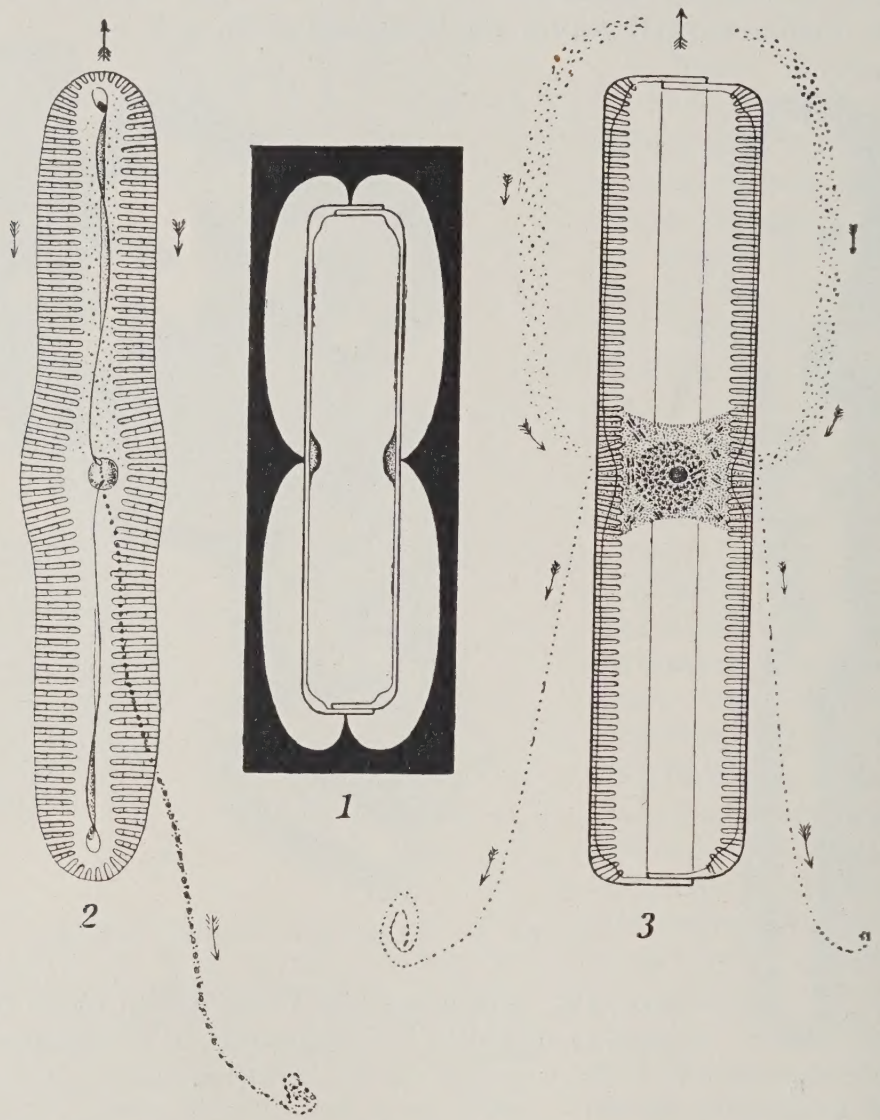


Abb. 169. *Pinnularia viridis* Ehrenberg. 1 Tuscheemulsion, 2 Schalenbandansicht. 3 Gürtelbandansicht. Die Punkte bedeuten Tuschekörnchen, die Pfeile geben die Bewegungsrichtung derselben an. Nach Lauterborn aus Oltmanns.

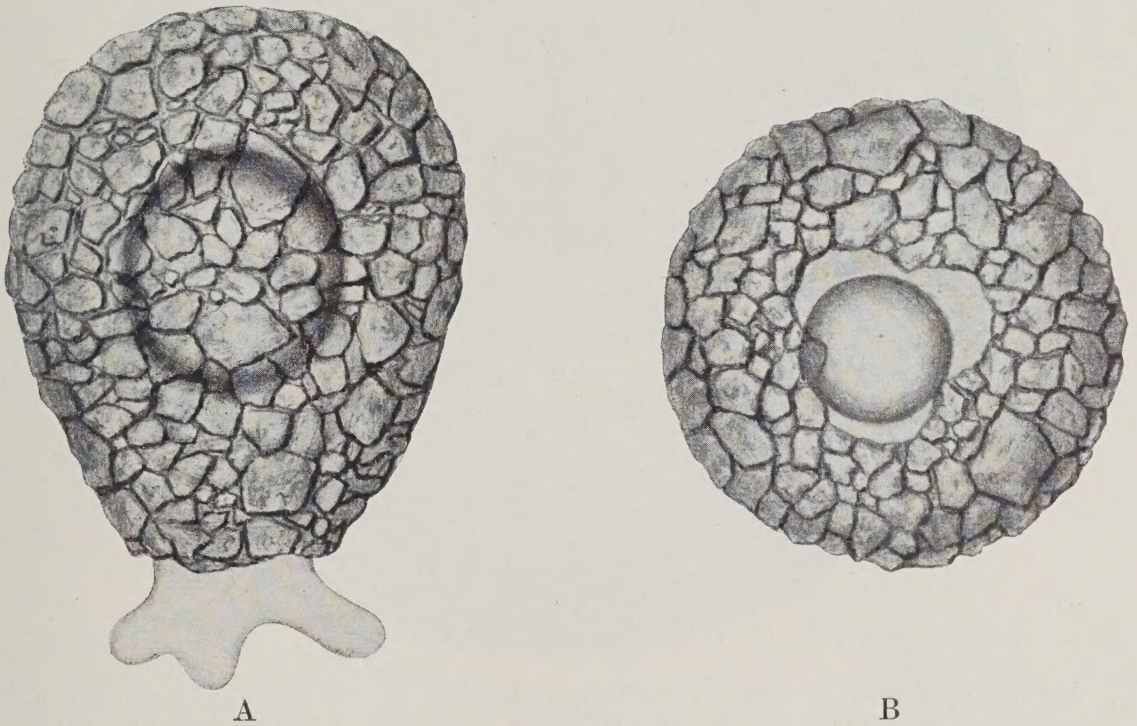
satz zu den Gregarinen ohne weiteres ändern können. Auch für diese Formen hat Prell neuerdings die Ortsbewegung auf den Quellungsdruck der sezernierten Schleimfäden zurückzuführen versucht. Eine experimentelle Bestätigung steht noch aus.

Auf wesentlich anderen Ursachen beruht die bekannte gleitende Bewegung der Diatomeen. Zwar haben auch für diese Bütschli und Lauterborn durch Untersuchung des Bewegungsvorganges in Tuscheemulsion gezeigt, daß die Bewegung unter Ausscheidung von Schleimsubstanzen sich vollzieht (Abb. 169, 1). Durch diese Methode ließen sich auch deutliche Strömungen bei der Bewegung

feststellen, indem die Tuschkörnchen am Vorderende in wirbelnde Bewegung geraten, dann ungefähr parallel der sogenannten Raphe nach rückwärts gleiten und sich hier den sogenannten Zentralknoten nähern, von wo aus sie dann nach rückwärts in Fadenform abgestoßen werden (Abb. 169, 2, 3). Otto Müller hat nun wahrscheinlich gemacht, daß diese Bewegung nicht direkt auf die Schleimausscheidung, sondern auf Zirkulation von Protoplasmaströmen, denen durch die schraubenförmige Anordnung der Spalten, aus denen sie austreten, eine schraubenförmige Bewegung aufgedrängt wird, zurückzuführen ist. Die Reibung dieser schraubig zirkulierenden Plasmaströme soll dann die Kraft für die Vorwärtsbewegung der Zelle liefern. Die Auffassung von Müller hat neuerdings ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden, doch wäre auch für sie eine exaktere Beweisführung erwünscht.

2. Bewegung durch Veränderung des spezifischen Gewichts.

Eine Reihe von Planktonorganismen des Seewassers haben die eigentümliche Fähigkeit, in dem Meere langsam in die Höhe zu steigen



A B

Abb. 170. *Difflugia lobostoma* mit Gasblasen im Zellkörper. Die Gasblasen sind durch das zierliche, aus Sandkörnchen bestehende Gehäuse hindurch sichtbar. A Ein Individuum, von der Seite gesehen, mit kurzen Pseudopodien vor der Schalenöffnung. B Ein Individuum von unten, d. h. von der Schalenöffnung aus gesehen. Aus Verworn.

oder in die Tiefe zu sinken, ohne in Anspruchnahme besonderer Bewegungsorgane. Hierher gehören vor allem die Radiolarien, Ctenophoren und Siphonophoren. Auch unsere bekannten Süßwasserthalamophoren, wie *Arcella* und *Difflugia*, die gewöhnlich am Boden der Gewässer leben, können unter Umständen freischwebend an die Oberfläche steigen.

Wie Engelmann zuerst gezeigt hat, geschieht dies bei letzteren in der Weise, daß sich im Innern des Protoplasmas eine Gasblase bildet, wodurch das spezifische Gewicht der Organismen, das, wie wir früher gesehen haben, etwas größer ist als das des Wassers, eine

Verringerung erfährt. Wird das spezifische Gewicht geringer als das des Wassers, so erfolgt ein schwebendes Aufsteigen der Thecamöben. Nach Resorption oder Diffusion des Gases sinken sie dann wieder auf den Boden (Abb. 170).

Auch bei den Radiolarien ist diese aufsteigende Bewegung in ähnlicher Weise bedingt. Am deutlichsten kann das bei der großen kugeligen *Thalassicolla nucleata* festgestellt werden (Abb. 171). Das Plasma dieses schönen Meeresorganismus ist in zwei Partien geschieden, das von der sogenannten Zentralkapsel umschlossene Zentralplasma und das extrakapsuläre Plasma. Das erstere ist, wie das

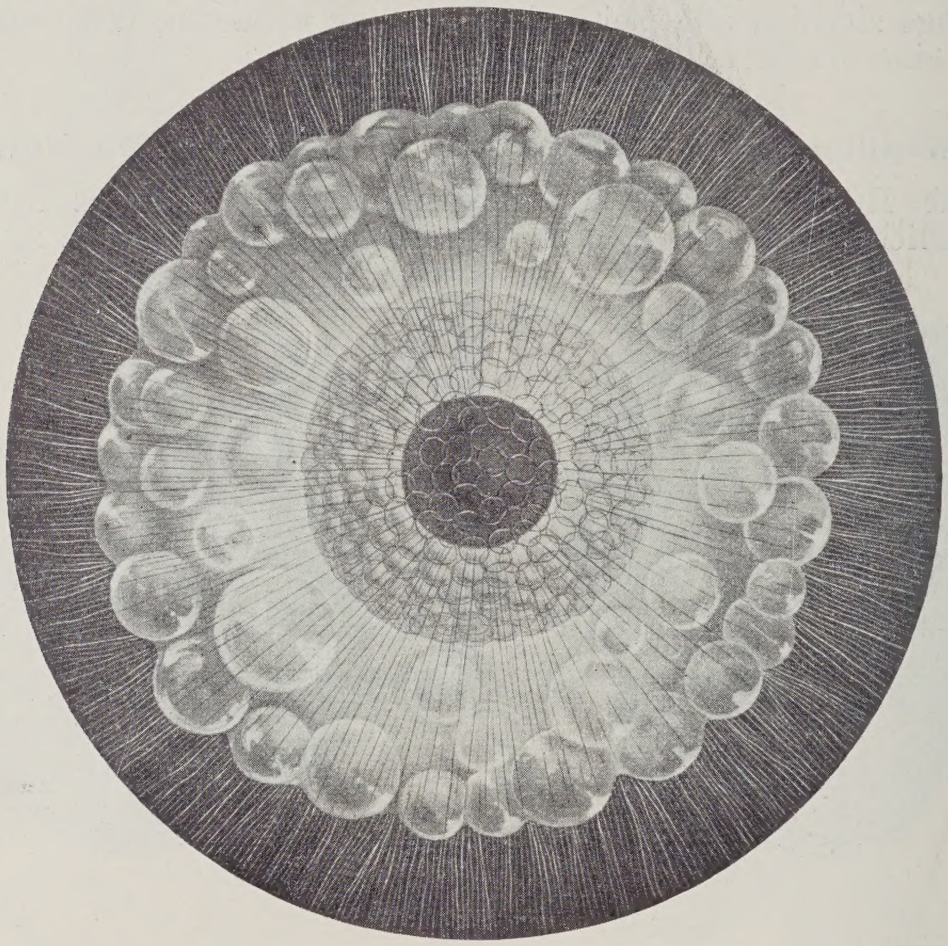
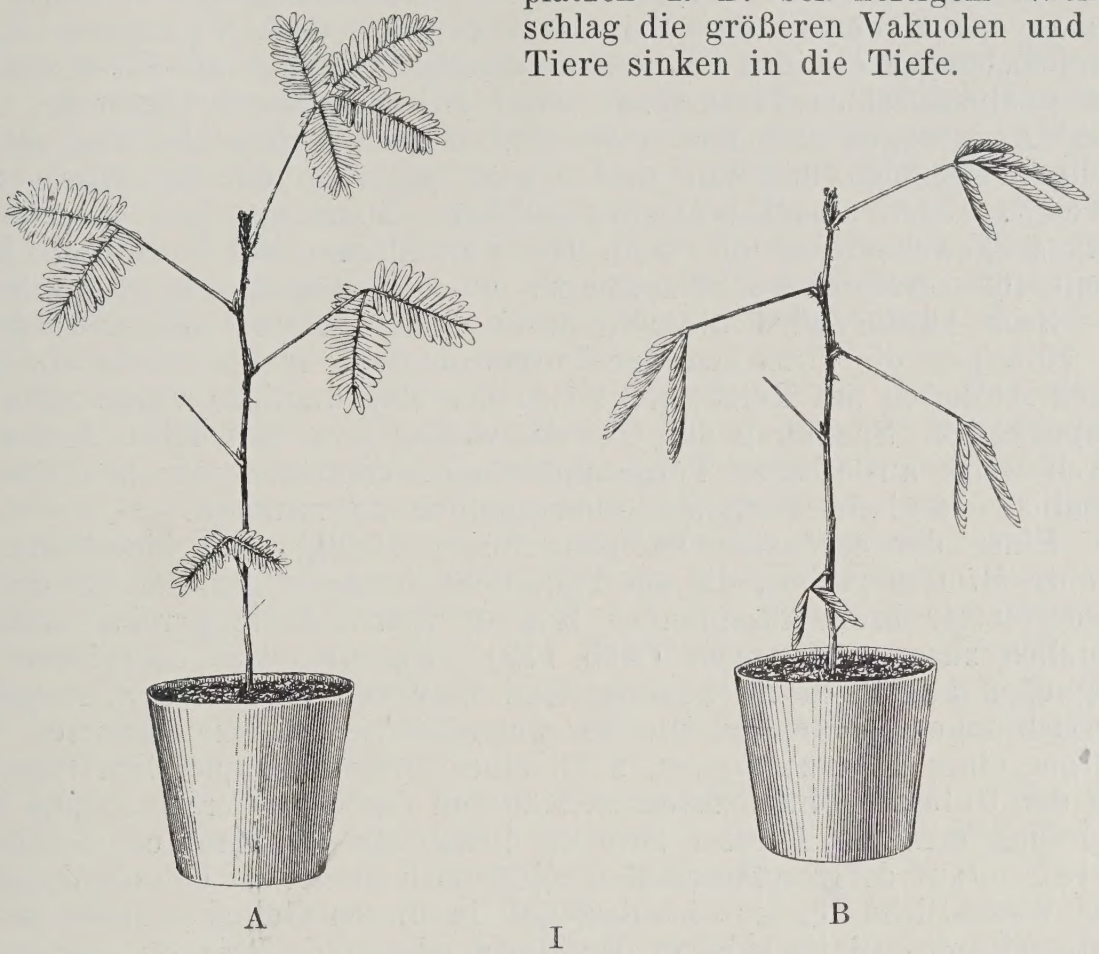


Abb. 171. *Thalassicolla nucleata* mit zwei Zonen von großen Vakuolen im extranukleären Protoplasma, die das Schweben ermöglichen. Nach Huth, 1913.

gewöhnliche Protoplasma, von dichtem Bau und hat dementsprechend ein spezifisches Gewicht, das größer ist als das des Wassers. Wenn man nämlich die Zentralkapsel einer solchen Radiolare isoliert, was leicht gelingt, dann sinkt sie ohne weiteres zu Boden. Das extrakapsuläre Plasma dagegen ist ganz erfüllt von großen Vakuolen in verschiedener Ausbildung; eine kleinvakuolige Lage umgibt die Zentralkapsel und eine großvakuolige findet sich in der Peripherie. Diese Vakuolen enthalten, wie Brandt wahrscheinlich gemacht hat, gelöste Kohlensäure in reichlicher Menge, wodurch das spezifische Gewicht, und zwar nicht nur das des extrakapsulären Plasmas, sondern des ganzen Tieres so stark herabgedrückt wird, daß es im Wasser schweben kann. Durch innere Stoffwechseländerungen (auch bei Fortpflanzungsvorgängen) kann die Ausbildung und der Umfang der

Vakuolen eine Veränderung erfahren, so daß die Thalassicollen imstande sind, selbständig im Meerwasser zu steigen und zu sinken. Andererseits kann aber auch eine Veränderung der Vakuolenschicht durch äußere Reize, speziell mechanische, herbeigeführt werden. So platzen z. B. bei heftigem Wellenschlag die größeren Vakuolen und die Tiere sinken in die Tiefe.



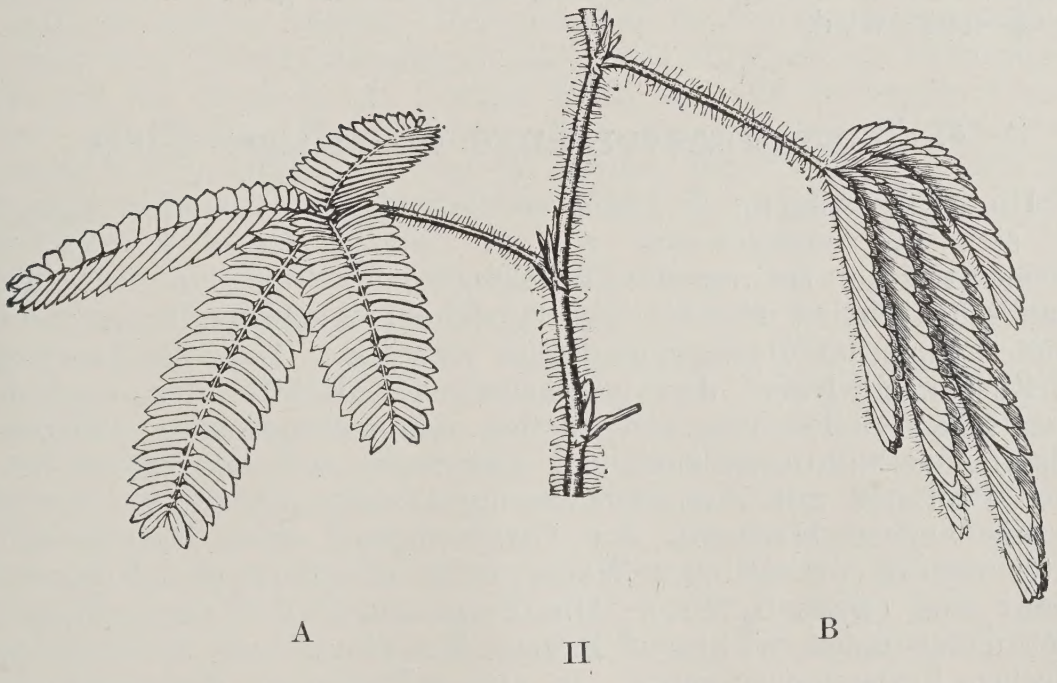


Abb. 172. *Mimosa pudica.* I Ganze Pflanze, A in Tagstellung, B in Nachtstellung. II A ein Blatt in ungestörtem Zustande (= Tagstellung), B ein Blatt desselben Stengels in gereiztem Zustande (= Nachtstellung). II Nach Detmer aus Verworn.

3. Bewegung durch Veränderung des Turgors.

Der Turgor der einzelnen Pflanzenzellen verleiht der Pflanze ihre straffe Spannung. Nun kann aber der Turgor eine starke Veränderung erfahren. Die Ursachen dieser Veränderung sind verschiedener Natur, indem einmal das Verhältnis der osmotisch wirksamen Stoffe Verschiebungen erleiden kann, andererseits aber auch die Eigenschaften der semipermeablen Plasmahaut selbst sich zu ändern vermögen. Alle diese Änderungen sind mit einem Sinken oder Steigen des Turgors der Zellen verbunden und mit diesen geht natürlich ein Schlafferwerden (Welken) oder umgekehrt eine stärkere Spannung der betreffenden Pflanzengewebe Hand in Hand. Die Veränderung des Zellturgors kann somit für verschiedene Pflanzen zu einem Bewegungsmittel werden.

Sehr häufig wird dieselbe durch äußere Reize ausgelöst, wobei im einzelnen die Ursachen der Turgoränderung meist unbekannt sind. Nach Aufhören des Reizes stellt sich der ursprüngliche Turgor und die ursprüngliche Spannung der Gewebe wieder her. Mit Hilfe derartiger durch Reize auslösbarer Turgoränderungen vermögen manche Pflanzen ziemlich energische Krümmungsbewegungen auszuführen.

Eines der schönsten Beispiele dieser Bewegungen bietet die bekannte *Mimosa pudica*, die am Tageslicht in ungestörtem Zustande ihre Fiederblätter breit auseinander breitet, während sie gereizt ziemlich plötzlich zusammenklappen (Abb. 172). Um derartige energische Bewegungen ausführen zu können, sind natürlich besondere anatomische Vorrichtungen notwendig, die der betreffenden Pflanze gestatten, den Turgor eines Pflanzenorgans, z. B. eines Blattstiels, plötzlich einseitig auf der Unterseite herabzusetzen, während der der Oberseite keine Veränderung erfährt. Diesem Zwecke dienen die sogenannten Gelenkpolster, auf deren näheren Bau wir jedoch hier nicht eingehen wollen. Das Wesentliche für uns ist das, daß in diesen Gelenkpolstern an der Unterseite des Blattstieles in der Nacht oder nach Reizung eine starke Herabsetzung des Turgors einsetzt, wodurch das ganze Blatt um 80 bis 100° gesenkt wird.

C. Bewegungsvorgänge vielzelliger Tiere.

Die Ortsbewegung der höheren Organismen, vor allem der Tiere, läßt sich nun ebensowenig wie die Statik dieser komplizierteren Systeme aus der Summe der Wirkungen der Funktion der einzelnen dynamischen Zellen oder Gewebe verstehen. Auch hier kommen die geordneten typischen Bewegungen eines vielzelligen Organismus nur durch das Zusammenwirken der lokomotorischen Kräfte der eigentlichen dynamischen Zellen resp. Organellen mit mannigfachen anderen Organisationsverhältnissen zustande. Das haben wir oben schon bei einzelnen Protisten mit Flimmerbewegung kennen gelernt, wo wir sahen, daß die äußere Mechanik der Ortsbewegung eines Flagellaten oder Bakteriums in wesentlicher Weise durch die Form des Körpers mitbedingt war (siehe S. 156). Die Form und Statik eines Organismus bildet daher einen wichtigen Faktor für die äußere Mechanik seiner typischen Bewegungsvorgänge. In viel auffälligerer Weise ist nun das bei vielzelligen Tieren der Fall, mag es sich um das Schwimmen oder Kriechen eines Strudelwurmes durch Flimmerbewegung oder um die

verschiedenartigen Ortsbewegungen von Wirbellosen und Wirbeltieren durch Muskelkontraktion handeln. Und so kommt es, daß die Art und die äußere Mechanik der Ortsbewegung bei den „Muskeltieren" eine so außerordentlich verschiedenartige ist. Es sei nur erinnert an die verschiedensten Arten des Schwimmens (Medusen, Tintenfische, Fische), des Kriechens (Würmer, Schlangen usw.), Gehens (Tintenfische, Arthropoden, Wirbeltiere), Springens, Kletterns, Fliegens (Insekten, Wirbeltiere), die teilweise einen erstaunlichen Grad von technischer Vollendung des Mechanismus aufweisen. Aber auch hier kann es nicht unsere Aufgabe sein, diese verschiedenen Typen zur Darstellung zu bringen, sondern wir wollen uns nur auf die Schilderung eines Beispieles beschränken und zwar des Stehens und Gehens der Wirbeltiere resp. des Menschen, da es uns ja vom Standpunkt der allgemeinen Biologie nur interessiert, in welcher Weise ein solch komplizierter Mechanismus des Ortswechsels überhaupt zustande kommen kann.

Die Bewegung der Wirbeltiere ist gegründet auf das Zusammenwirken der Kontraktion der Muskeln mit einem besonders ausgebildeten Gerüst, dem Knochenskelett. Letzteres dient nicht nur der Statik der einzelnen Organe des Gesamtkörpers der Wirbeltiere, sondern indem die einzelnen Skeletteile beweglich miteinander verbunden sind und durch die Muskeln gegeneinander bewegt werden können, auch dem typischen Ortswechsel derselben. Die Art der Bewegung ist daher in weitgehendem Maße vom Bau des Skelettes abhängig. Speziell die Bewegungsorgane der Vierfüßler sind ausgesprochene Hebelgliedmaßen, die den Wirbeltierkörper einerseits vom Boden erheben, andererseits den Ortswechsel ermöglichen.

Die äußere Mechanik dieser Bewegungsorgane folgt völlig den mechanischen Gesetzen und läßt sich aus ihnen ableiten. Das Grundprinzip, das allen diesen Bewegungen zugrunde liegt, ist die Gegeneinanderbewegung zweier fester Stäbe, in diesem Falle Knochen, die einerseits durch ein Gelenk beweglich verbunden sind, andererseits durch einen zwischen ihnen ausgespannten Muskel einander genähert und entfernt werden können. Der zwischen beiden ausgespannte Muskel wirkt mit einer Kontraktionskraft, die genau so stark am Ursprung wie am Ansatz des Muskels ist. Daraus folgt, daß auf die beiden Knochen bei der Kontraktion des Muskels zwei gleiche, aber entgegengesetzt gerichtete Kräfte einwirken, und sie werden daher auch, wie sich leicht mechanisch zeigen läßt, mit gleicher Kraft in gleichem Maße gedreht (Abb. 173).

Dieser einfache Fall ist wohl allerdings nie verwirklicht, da zwischen zwei Knochen in der Regel eine größere Anzahl von Muskeln ausgespannt ist und diese alle miteinander in Wirksamkeit treten. Ja nicht nur die Muskeln zwischen zwei beweglichen Gliedern, sondern alle übrigen, die mit ihnen in organischem Zusammenhang stehen und der gewollten Bewegung dienlich sind, wirken mit. So wird bei Streckung des Kniegelenkes durch einen zwischen Ober- und Unterschenkel verlaufenden Muskel Ober- wie Unterschenkel in Bewegung gesetzt, so daß nicht nur der Unterschenkel im Knie, sondern auch der Oberschenkel im Hüftgelenk eine Streckbewegung macht. Jede Körperbewegung ist so das Ergebnis eines geordneten Zusammenwirkens zahlreicher Muskeln.

Die mechanische Betrachtung deratig komplizierter Systeme ist, besonders wenn drei und mehr Glieder mit vielen Muskeln eine solche

Koordinaiton aufweisen, sehr schwierig. Doch hat Otto Fischer Methoden ausgearbeitet, die eine Analyse und Vorausbestimmung der Muskelmechanik in weitgehendem Maße ermöglichen. Ohne näher auf die Einzelheiten dieser Methoden einzugehen, sei nur erwähnt, daß durch mehrere photographische Aufnahmen desselben Bewegungsvorganges, durch Messungen, Wägungen und Schwerpunktsbestimmungen an gefrorenen Kadavern und unter genauer Berücksichtigung des anatomischen Zusammenhanges der Gliedmaßen die Kräfte berechnet werden konnten, die erforderlich sind, um jeden einzelnen Körperteil zu den Bewegungen zu bringen, die er dann tatsächlich ausführt.

An zwei speziellen Beispielen, dem Gehen und Stehen des Menschen, sei nun die spezielle Mechanik der Ortsbewegung etwas näher geschildert. Das Stehen des Menschen ist nicht das Resultat der rein statischen Organisation seines Körpers, sondern ist durch eine ganze Reihe von Muskelkontraktionen bedingt. Daher erfordert

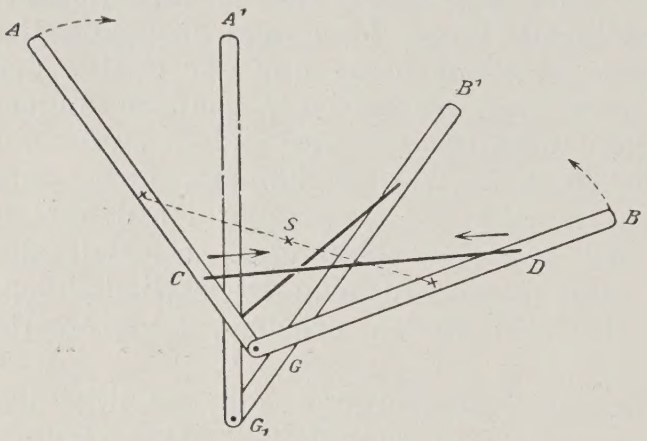


Abb. 173.

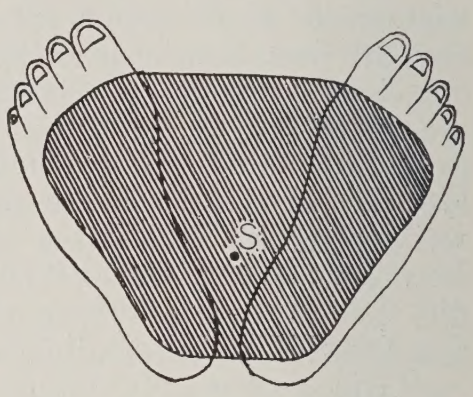


Abb. 174.

Abb. 173. Durch die Kontraktion eines Muskels *CD* werden beide Knochen *AG* und *BG* in gleichem Maße gedreht, so daß sie die Stellung *A'G'B'* einnehmen. Der Gesamtschwerpunkt *S* behält seine Lage bei. Nach Du Bois-Reymond.

Abb. 174. Die Unterstützungsfläche des Körpers beim Stehen in bequemer Haltung. *S* Schnittpunkt der Schwerlinie mit der Unterstützungsfläche. Nach Braune und O. Fischer.

das Stehen eine beträchtliche Steigerung des Stoffwechsels und längeres Stehen verursacht Ermüdung. Wir betrachten nur das Stehen in bequemer Haltung. Beim Stehen wird das Lot, das vom Schwerpunkt des ganzen Körpers gefällt wird, in die Unterstützungsfläche fallen, das ist diejenige Fläche, welche sämtliche Unterstützungspunkte in sich einschließt, beim Vierfüßler also die äußersten Stützpunkte der vier Extremitäten, beim Menschen die in Abb. 174 wiedergegebene Figur. Der Schwerpunkt des Menschen liegt im allgemeinen in der Höhe des zweiten Sakralwirbels. Da die einzelnen Körperteile in der Senkrechten gegeneinander beweglich sind, so müssen sie beim Stehen festgestellt werden. Um zu ermitteln, wie das bewerkstelligt wird, muß man die Lage der Schwerpunkte der einzelnen Teile zu den unterstützenden Flächen kennen (Abb. 175).

Der Schwerpunkt des Kopfes liegt vor seiner Unterstützungsfläche, dem Atlasgelenk (etwa 0,5 cm); daher muß die Nackenmuskulatur einen Zug ausüben, um ihn aufrecht zu erhalten.

Der Rumpf kann im allgemeinen als ein in sich gefestigter Teil betrachtet werden (streng genommen gilt das nicht; auch hier sind an

seiner Haltung Rückenmuskulatur, sowie die Spannung der Bauchmuskeln beteiligt). Der Schwerpunkt von Rumpf und Kopf, einschließlich der Arme, liegt nun 0,8 cm hinter seiner Auflagefläche, den Schenkelköpfen. Der Oberkörper würde also hintenüberkippen, wenn nicht die vordere Oberschenkelmuskulatur (vor allem der Ileopsoas und der Rectus femoris) ihn im Gleichgewicht halten würde.

Der Oberkörper samt Oberschenkel ruht so auf den Kniegelenken, daß der Schwerpunkt ca. 1 cm vor die Querachse der beiden Kniegelenke fällt. Das Vornüberkippen resp. Überstrecken der Kniee wird durch die Tätigkeit der Kniebeugemuskeln sowie der Bänder auf der Rückseite des Kniegelenkes verhindert.

Da der Schwerpunkt des ganzen Körpers über dem Sprunggelenk ebenfalls vor dessen Achse fällt, so ist auch hier eine Tätigkeit der Muskulatur, und zwar der Wadenmuskeln, zum Stehen notwendig.

Für das ruhige Stehen des Menschen werden also ständig die Kontraktionen einer ganzen Reihe von Muskeln und ihrer Antagonisten in Anspruch genommen. Aber dadurch allein ist die Mechanik des ruhigen Stehens noch nicht gewährleistet. Die Tätigkeit der Muskeln wird ständig durch die betreffenden Innervationen und dafür in Frage kommenden Sinnesorgane (Tastgefühle, Augen, Labyrinthe) kontrolliert. Die Notwendigkeit und Wirksamkeit dieser Hilfsorganisationen ergibt sich daraus, daß das Stehen auffallend schwankend wird, sobald das eine oder andere der sensiblen Organe fehlt.

Auch beim Stehen der meisten Vierfüßler werden mehr oder minder erhebliche Muskelleistungen beansprucht. Doch gibt es auch einige Säugetiere, wie das Pferd, deren Stehen fast ohne alle Muskeltätigkeit möglich ist.

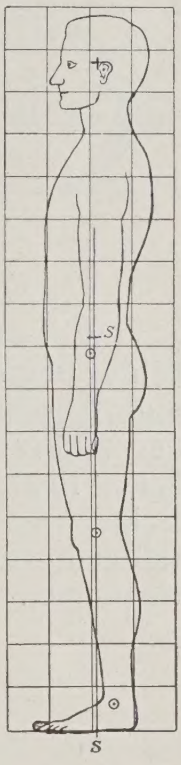


Abb. 175. „Bequeme Haltung“ beim Stehen. Die Schwerlinie *SS* fällt hinter das Hüftgelenk, aber vor Knie- und Fußgelenk. Nach Braune und Fischer.

Die Pferde sind daher imstande, ohne Ermüdung viele Stunden zu stehen, ja das Stehen bedeutet für sie direkt eine relative Ruhelage, weshalb die Pferde ja auch vielfach im Stehen schlafen.

Das Gehen des Menschen wird dadurch bewerkstelligt, daß eines der Beine auf dem Boden ruht und den Körper dabei nach vorwärts drückt, während das andere Bein inzwischen an dem ersteren vorbeischwingt, um einen neuen Stützpunkt zu gewinnen. Man kann daher bei jeder Gehphase das Standbein von dem Schwingbein unterscheiden. Das Standbein wird erst zum Schwingbein, wenn das andere wieder auf den Boden aufgesetzt wird, so daß der Körper immer auf einem Beine ruht, für eine kurze Zeit sogar auf beiden. Das Verhalten der beiden Beine während einer Gehphase läßt sich am besten an Hand der beigegebenen Abb. 176 erläutern, die aus einer Anzahl von kinematographischen Aufnahmen einzeln herausgenommen wurden.

Das Schwingbein wird in gestrecktem Zustand nach vorne gebracht, und berührt zuerst mit der Ferse den Boden. Indem es nun mit der ganzen Sohle auf den Boden auftritt und sich gerade richtet,

wird es zum Stützbein. Dann erhebt es sich durch Streckung im Fußgelenk von der Ferse und schiebt den ganzen Körper nach vorn. Während dieser Bewegung des Stützbeines pendelt das Schwingbein unter Mitwirkung seiner Muskulatur nach vorn. Gleich nach Ablösung vom Boden wird es im Knie kräftig gebeugt und im Verlaufe des Vorschwingens wieder mehr gestreckt.

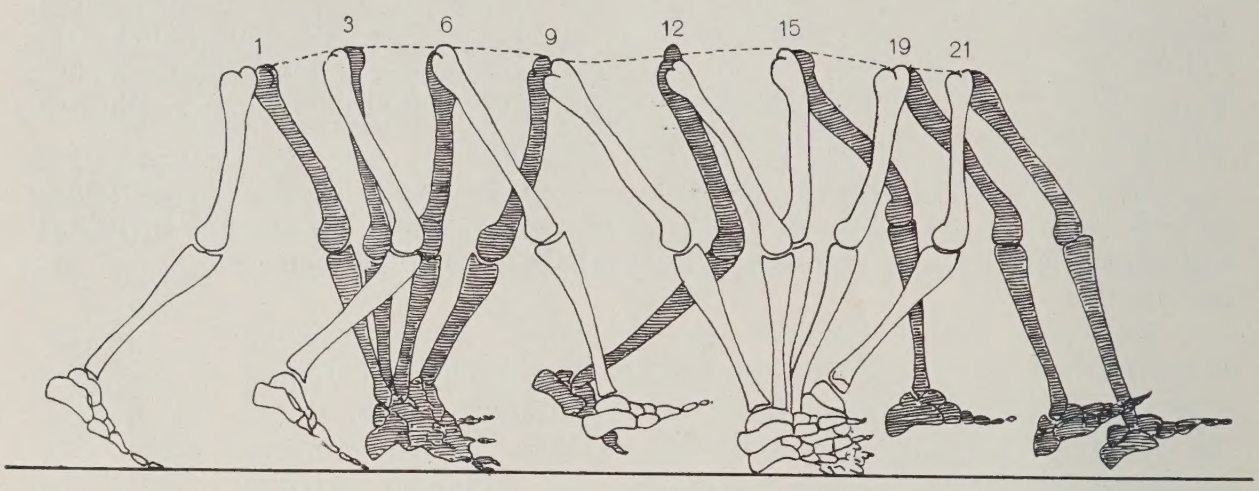


Abb. 176. Gehbewegung nach Braune und O. Fischer.

Wie schon erwähnt, berühren im Moment des Auseinanderspreizens beide Beine gleichzeitig den Boden. Das Gehen ist mit einem Auf- und Abschwanken des ganzen Körpers verbunden, indem im Moment der senkrechten Streckung des Standbeines der Körper um etwa 4 cm höher liegt, als in dem Augenblick des Auseinanderspreizens der beiden Beine. Auch andere Körperteile, wie Schultern, Kopf und Arme, beteiligen sich bei der Gehbewegung meist in entgegengesetzten Bewegungen.

IV. Abschnitt.

Stoffwechsel.

A. Stoffaufnahme.
   1. Stoffaufnahme durch Osmose.
   2. Aufnahme fester Nahrung.

B. Baustoffwechsel.
   1. Assimilation der Mineralbestandteile.
   2. Assimilation des Kohlenstoffes und der strahlenden Energie bei der autotrophen Pflanze. Photosynthese.
      a) Methodik.
      b) Chromatophoren und Chlorophyll.
      c) Kohlensäure; Assimilationsquotient.
      d) Assimilate.
      e) Temperatur.
      f) Licht.
      g) Verlauf und Theorie der Kohlensäureassimilation.
      h) Ausbeute.
   3. Die Kohlensäureassimilation ohne Licht und ohne Chlorophyll. Chemosynthese.
   4. Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze.
      a) Assimilation des Bodenstickstoffes der grünen Pflanze.
      b) Assimilation des Luftstickstoffes durch die Leguminosen.
      c) Assimilation des Luftstickstoffes durch Bodenbakterien.
   5. Assimilation der heterotrophen Pflanzen und der Tiere.

C. Betriebsstoffwechsel.
   1. Atmung.
   2. Gärung.

D. Komplexe Stoffwechselvorgänge vielzelliger Organismen.

Im Stoffwechsel und Energiewechsel dokumentiert sich zunächst und in erster Linie das Lebensgeschehen der Organismen. Die ihn bewirkenden Umsätze sind es, die das Leben überhaupt ermöglichen und den lebenden Systemen eine längere Dauer als individualisierte Systeme gestatten, indem sie durch den ständigen Strom, mit dem sie ihn durchfließen, stationäre Prozesse und dadurch ein dynamisches Gleichgewicht des Systems bewirken. Sie sind es aber auch, auf die alles übrige Lebensgeschehen, die Reizerscheinungen und der Formwechsel, gegründet ist. Ständig müssen in die lebenden Zellen die für das Leben notwendigen Elemente, die wir früher schon kennen gelernt haben, in bestimmter (für die verschiedenen Organismen vielfach verschiedener) Form aufgenommen werden und nach mannigfachen Umsätzen den Körper wieder teilweise verlassen. Die Gesamtheit dieser Umsätze kann man mit Pfeffer in zwei große Gruppen teilen, die des Baustoffwechsels und des Betriebsstoffwechsels. Diese Begriffe stimmen annähernd überein mit den in der tierischen Physiologie viel gebrauchten Ausdrücken Assimilation und Dissimilation.

Der Baustoffwechsel untersucht die Umwandlung der der Außenwelt entstammenden Nährstoffe vom Eintritt in die lebenden Zellen,

bei vielen ein- und vielzelligen Organismen bereits auch schon vorher, und ihr Schicksal in den Zellen, wo sie entweder zu den mannigfachsten Bausteinen umgebildet oder aber als Reservestoffe vorläufig deponiert werden. Im Betriebsstoffwechsel dagegen werden die Stoffe, die von dem Organismus im Baustoffwechsel gebildet oder die direkt von außen als solche aufgenommen wurden, wiederum gespalten oder oxydiert und auf diese Weise die Energie geliefert, die zu den verschiedenen Leistungen des Lebens notwendig ist. Die Betriebsstoffe sind in erster Linie verbrennliche Kohlenstoffverbindungen mit freier, zur Arbeitsleistung befähigter Energie, die durch Oxydationen unter der Einwirkung freien Sauerstoffes freigemacht wird. Dieser Vorgang wird seit langem in der Physiologie als Atmung bezeichnet. Daneben gibt es aber auch Organismen, die ihre Betriebsenergie ohne freien Sauerstoff durch sogenannte innere Atmung gewinnen, also durch Zerlegungen sauerstoffhaltiger Kohlenstoffverbindungen unter Bildung eines gänzlich oder teilweise oxydierten Produkts. Das bekannteste Beispiel ist die alkoholische Gärung. Weiter gibt es noch Fälle, in denen die Betriebsenergie durch Zerlegung anorganischer Stoffe gewonnen wird, wie wir das später von einer Reihe von Bakterien (Stickstoff-Schwefelbakterien usw.) kennen lernen werden.

Zwischen dem tierischen und pflanzlichen Stoffwechsel gibt es zwar keine prinzipiellen Unterschiede, immerhin lassen sich doch gewisse Verschiedenheiten aufzeigen. Der einschneidendste, den Stoffumsatz in der Gesamtnatur beherrschende ist der, daß die grünen chlorophyllhaltigen Pflanzen imstande sind, mittels der Energie des strahlenden Sonnenlichtes in ihren grünen Chromatophoren aus Kohlensäure und Wasser organische Körper synthetisch aufzubauen. Diese Reduktionssynthese wird daher als Photosynthese bezeichnet. In ähnlicher Weise vermag eine Anzahl von Bakterien, jedoch ohne die Energie des Sonnenlichtes, aus der Kohlensäure organische Stoffe aufzubauen mit Hilfe der Energie, die in gewissen oxydablen anorganischen Stoffen vorhanden ist (Chemosynthese). Alle übrigen Organismen jedoch sind auf Stoffe angewiesen, die die grünen Pflanzen direkt oder indirekt durch ihre Photosynthese aufgebaut haben. Sie werden daher im Gegensatz zu den letzteren, die man als autotrophe Organismen bezeichnet, heterotrophe Organismen genannt.

Der Hauptunterschied zwischen tierischem und pflanzlichem Stoffwechsel ist nun der, daß die Pflanzen wenigstens vorwiegend einen autotrophen Stoffwechsel aufweisen, während allen Tieren, soweit bisher bekannt, ein heterotropher zukommt. Ein weiterer Unterschied macht sich darin geltend, daß beim Baustoffwechsel der Tiere von dem eigentlichen Aufbaustoffwechsel noch ein Erhaltungsstoffwechsel unterschieden werden kann. Die Tiere sind nämlich meistens geschlossene Systeme mit begrenztem Wachstum, bei dem der sichtbare Aufbau neuer lebendiger Substanz nur so lange sich vollzieht, bis eben das Wachstum abgeschlossen ist. In dem ferneren Leben aber, das ja bekanntlich bei den meisten Tieren den größten Teil desselben ausmacht, ist trotzdem noch ein Baustoffwechsel notwendig, der aber hier nur der Erhaltung des Systems dient. Bei Pflanzen dagegen besteht eine solche scharfe Grenze zwischen wachsendem und ausgewachsenem System nicht und daher braucht kein besonderer Erhaltungsstoffwechsel unterschieden zu werden.

Nun wird vielfach von tierphysiologischer Seite die Auffassung vertreten, daß die Lebenstätigkeit durch einen dauernden Zerfall von lebender Substanz in Form von Eiweißkörpern bedingt sei, und dem wird auch die Eigentümlichkeit zugeschrieben, daß der tierische Stoffwechsel stets auf Eiweißzufuhr angewiesen sei. Über diese Hypothese läßt sich jedoch zurzeit nichts entscheiden, da wir bekanntlich keine Mittel haben, um in der lebenden Zelle das Material an toten Reservestoffen und lebendem Protoplasma. zu unterscheiden. Die Erscheinungen lassen sich auch so erklären, daß dieser Erhaltungsstoffwechsel nicht an einen Zerfall lebender Substanz gebunden sei, sondern auch durch Oxydation von Reservestoffen bestritten werden kann und daß die Tiere nur einseitig an so kompendiöse Nahrung wie die Eiweißkörper angepaßt sind.

Die beiden Hauptgruppen der Stoffwechselvorgänge, die des aufbauenden Baustoffwechsels (Assimilation) und die des abbauenden Betriebsstoffwechsels (Dissimilation) sind in der Regel so miteinander verkettet, daß sie praktisch nicht getrennt werden können. Nur bei gewissen Bakterien und Pilzen lassen sich die beiden Vorgänge einzeln auseinanderhalten und untersuchen. Trotzdem ist es begrifflich notwendig, ganz allgemein beide Prozesse getrennt voneinander zu behandeln, wie das auch in der folgenden Darstellung geschehen ist. Bei dem Baustoffwechsel soll zünächst die Assimilation der Autotrophen, und zwar die Photosynthese getrennt von der Chemosynthese, behandelt werden und hierauf erst die der Heterotrophen. Der Schilderung des Bau- und Betriebsstoffwechsels vorausgehen muß aber eine kurze Darstellung der Stoffaufnahme im allgemeinen, mit der wir zunächst beginnen wollen.

A. Stoffaufnahme.

Die für den Bau- und Betriebsstoffwechsel der Zelle notwendigen Stoffe können von den Zellen nur in gelöster Form auf osmotischem Wege aufgenommen werden. Bei den autotrophen Zellen geschieht diese Aufnahme meist direkt, da die notwendigen Stoffe (CO_2, H_2O, O, N und die Salze) in der Regel in gelöster Form zur Verfügung stehen. Die tierischen Zellen nehmen dagegen auf diesem direkten Wege meist nur O und H_2O auf. Für die Deckung ihres Bedarfes an C, N und den Salzen sind sie (von einigen Parasiten abgesehen), auf die Ernährung mit festen, organischen Substanzen angewiesen und sie müssen diese Stoffe erst in einen Zustand überführen, in dem sie in Lösung übergehen und in die Zelle aufgenommen werden können. Es geschieht dies durch den Vorgang der Verdauung. Zwar kennen wir eine ganze Reihe von Fällen, die scheinbar dem widersprechen, indem die Zellen auch geformte feste Nahrungskörper direkt in die Zelle aufnehmen. Aber auch hier handelt es sich nicht um eine direkte Einbeziehung in das Stoffwechselgetriebe, sondern in diesen Fällen wird nur die Verdauung, also die Überführung der festen Nahrungskörper in lösliche, für die Zelle aufnehmbare Form, von außen nach dem Innern, in Vakuolen der Zelle verlegt, die, wie wir schon gesehen haben, ebenso wie die äußere Zelloberfläche durch eine besondere Plasmahaut abgeschlossen sind. Es sollen daher im folgenden zunächst die allgemeinen Erscheinungen der Aufnahme gelöster Körper durch Osmose besprochen

werden, dann die verschiedenen Mittel, durch welche Zellen imstande sind, feste Nahrungskörper aufzunehmen. Obwohl die Vorgänge der Verdauung streng genommen auch noch zur Stoffaufnahme gehören, sollen sie doch aus praktischen Gründen erst in einem späteren Abschnitte im Zusammenhange mit den Stoffwechselvorgängen der Heterotrophen ihre Darstellung finden.

1. Stoffaufnahme durch Osmose.

Für die Aufnahme gelöster Stoffe in die Zelle ist die Beschaffenheit der Plasmahaut von entscheidender Bedeutung, wie schon in dem früheren Abschnitt über die osmotischen Eigenschaften der Zelle erwähnt. Wir haben dort gesehen, daß die Plasmahaut für die meisten Stoffe, selbst unentbehrliche Körper wie anorganische Salze, die für das Leben der Zelle unbedingt notwendig sind, in der Regel undurchlässig, impermeabel, ist. Seit den Untersuchungen Pfeffers weiß man, daß andererseits in die lebenden Zellen nicht nur unnötige, sondern auch stark schädliche Stoffe, wie Anilinfarben und Narkotika, sehr gut eindringen. So stellte schon Pfeffer fest, daß basische Farbstoffe in starken Verdünnungen von 0,001—0,00001 % in solchen Mengen in der Zelle gespeichert werden können, daß der Zellsaft intensiv gefärbt wird und schließlich Farbstoffkristalle direkt auskristallisieren. Es ist das natürlich nur möglich, wenn der Farbstoff im Innern der Zelle sofort eine chemische Veränderung erfährt, sei es daß er in einen unlöslichen oder in einen nicht permeierenden Körper übergeführt wird. So wird z. B. Methylenblau in den Epidermiszellen der Wurzeln von *Lemna minor*, die Gerbsäure enthalten, in das nicht diffusable gerbsaure Salz übergeführt und kann daher aus einer 0,001-proz. Lösung in einigen Stunden in tausendfacher Konzentration gespeichert werden.

Bei dem weiteren Studium hat sich allerdings gezeigt, daß die Impermeabilität für viele Stoffe, vielfach gerade solche, die lebensnotwendig sind, keine vollkommene ist, indem doch Stoffe aus der Lösung eindringen, wodurch die anfänglich eingetretene Plasmolyse nach kürzerer oder längerer Zeit zurückgeht. So war schon lange bekannt, daß Glyzerin Plasmolyse bewirkt, die aber schon nach einigen Stunden wieder rückgängig gemacht wird. Ähnliche Erfahrungen sind für eine ganze Reihe von Stoffen gemacht worden, wie Harnstoff, Glykol usw. Die verschiedenen Stoffe dringen dabei innerhalb sehr verschiedener Zeit in die Zelle ein und man hat direkt diese Eigenschaft benutzt, um ein quantitatives Maß der Permeabilität gewinnen zu können.

Besonders Overton hat die verschiedenartigsten Stoffe auf ihre Einwanderungsfähigkeit in lebende Zellen untersucht und für ganze Stoffkategorien ganz charakteristische Abstufungen für die Schnelligkeit des Eindringens gefunden. So dringen rasch ein die einwertigen Alkohole, Aldehyde, Ketone, halogene Wasserstoffe, Ester von anorganischen Stoffen usw. und viele organische Säuren und basische Säuren u. a.; langsamer die zweiwertigen Alkohole, die Amine der einwertigen Säuren; noch langsamer Glyzerin, sowie Harnstoff und Thioharnstoff; kaum merklich (bis gar nicht) die sechswertigen Alkohole, Aminosäuren, viele neutrale Salze der organischen Säuren und Basen und namentlich die Säuren mit kurzer Kohlenstoffkette. Von anorganischen

Verbindungen dringen unter anderen ein: Kohlensäure, Ammoniak, Superoxyd, nicht dagegen die meisten anorganischen Elektrolyte.

Wenn man diese Stoffe überblickt, so fällt auf, daß die meisten gut eindringenden Stoffe entweder gar keine Bedeutung für die lebende Zelle haben oder aber direkt mehr oder minder schädliche Stoffe darstellen, während scheinbar gar nicht eindringende Stoffe mit zu den unentbehrlichsten Nahrungsstoffen der Zelle gehören. Doch hat sich gezeigt, daß die Impermeabilität der letzten Stoffe nicht zutrifft, da eben, wie schon erwähnt, die Plasmolyse kein untrügliches Zeichen für absolute Impermeabilität darstellt, indem bei diesen Stoffen der Rückgang der Plasmolyse so geringfügig ist, daß er bei der gewöhnlichen Beobachtung völlig entgeht. Die neueren Untersuchungen von Tröndle und besonders von Fitting haben gezeigt, daß auch die Salze des Kaliums, Natriums und Lithiums eindringen, desgleichen die Anionen Sulfat, Chlorid und Nitrat. Dabei hat sich ergeben, daß sich die Salze nach der Hofmeisterschen lyotropen Reihe anordnen lassen, indem sie um so schneller eindringen, je stärker sie die Quellung von Gelatine fördern. Der Stillstand nach anfänglichem Rückgang der Plasmolyse beruht nach Fitting darauf, daß die Oberfläche des Protoplasmas durch die plasmolysierenden Salze in der Weise verändert wird, daß sie für diese selbst dann undurchlässig werden. Durch diese Versuche ist also eine regulatorische Veränderung der Plasmapermeabilität nachgewiesen und ursächlich erklärt, eine Erscheinung, die selbstverständlich für die normale Stoffaufnahme von der allergrößten Bedeutung ist. Von Interesse ist auch, daß nach Lepeschkin und Tröndle das Licht eine Einwirkung auf die Permeabilität des Protoplasmas ausübt, indem dieselbe im Licht eine Erhöhung erfährt; eine zureichende Erklärung für diese Wirkung hat sich allerdings bisher noch nicht geben lassen.

Die merkwürdige Erscheinung, daß die Plasmahaut für die verschiedensten Stoffe in so überaus verschiedenartiger Weise durchlässig ist, hatte zuerst Overton zu erklären versucht, und zwar mit der Begründung, daß die Durchlässigkeit für gewisse Stoffe auf deren Löslichkeit in der Plasmahaut beruhe. Da nach den oben erwähnten Untersuchungen die schnell eindringenden Stoffe, Alkohol, Äther etc., leicht löslich sind in fetten Ölen, die schwer eindringenden entsprechend schwerer, so kam Overton zu der Annahme, daß das Eindringungsvermögen der Stoffe mit ihrer Lipoidlöslichkeit steigt und daß die Oberflächenhaut daher aus Lipoiden bestehe. Nachdem sich diese Lipoidtheorie lange Zeit einer großen Anerkennung erfreut hatte, sind später schwere Bedenken gegen sie erhoben worden, die ihre Annahme zurzeit wohl unmöglich machen. So hat vor allen Dingen Ruhland gezeigt, daß einerseits in Lipoiden unlösliche Farbstoffe mit großer Geschwindigkeit in die Zelle aufgenommen werden, während andererseits in Lipoiden leicht lösliche nicht überzutreten vermögen. Ruhland selbst hat, um das verschiedene Verhalten der Plasmahaut gegen Kolloide zu erklären, die sogenannte Ultrafiltertheorie der Plasmahaut aufgestellt. Er gründete dieselbe auf die von ihm ermittelte Tatsache, daß bei den kolloidalen Farblösungen die Aufnahmefähigkeit von der Größe der Teilchen abhängig ist. Sind die Teilchen zu groß — und das gilt auch für natürliche, in der Pflanze vorkommende Stoffe, wie Inulin und Glykogen — dann können sie nicht diosmieren. Da aber vor allen Dingen die Durchlässigkeit der Kristalloide zurzeit durch keine der vorliegenden

Theorien physikalisch erklärbar ist, noch viel weniger die Regulierbarkeit der Permeabilität, so kann von einer endgültigen Klärung der Frage nach der Beschaffenheit der Plasmahaut zurzeit noch keine Rede sein.

2. Die Aufnahme fester Nahrungskörper.

Die Aufnahme fester Nahrungsstoffe ins Innere der Zelle findet sich in der Hauptsache bei den freilebenden Protozoen (Amöben, Flagellaten und Infusorien). Auch bei Gewebezellen vielzelliger Tiere, besonders wirbelloser, ist die Aufnahme fester Nahrungsstoffe ins Innere der Zelle ziemlich verbreitet, so namentlich bei Spongien und Cölenteraten. Das bekannteste Beispiel unter den Gewebszellen bilden aber die weißen Blutkörperchen, die, wie die Amöben, allerhand feste Körperchen, so vor allem zerfallene Gewebezellen (bei der Entwicklung vieler Tiere) und Bakterien aufnehmen und verdauen. Hier steht die Aufnahme von Fremdkörpern zwar nicht unmittelbar im Dienste des Baustoffwechsels des Gesamtorganismus, sondern sie dient, ökologisch betrachtet, meist als Schutzmittel zur Vernichtung schädlicher Elemente, wie Bakterien usw. Unter dem Gesichtspunkt der Stoffaufnahme handelt es sich hier jedoch prinzipiell um die gleiche Erscheinung wie bei der Nahrungsaufnahme der Amöben.

Betrachten wir zuerst die Nahrungsaufnahme der Amöben und die mechanischen Mittel, mit denen diese Aufnahme erfolgt. Mit Rhumbler kann man hierbei vier Arten unterscheiden:

1. Nahrungsaufnahme durch Import. Dieselbe vollzieht sich in der Weise, daß Fremdkörper, z. B. Algenfäden, nach Berührung mit der Oberfläche der Amöben in sie hineingezogen werden, ohne daß die Amöbe selbst starke aktive Bewegungen dabei zu vollziehen braucht. Es kommt dies zustande, wenn die berührte Oberflächenstelle der Amöbe eine größere Adhäsion zu den Fremdkörpern besitzt als das sie umgebende Wasser. Besonders instruktiv ist ein von Rhumbler zuerst genauer beschriebener Fall; eine *Amoeba verrucosa* zieht auf diese Weise einen langen Oscillarienfaden in ihr Inneres und knäuelt ihn in einer Nahrungsvakuole auf, indem sie mittels aktiver Bewegungen den umflossenen, an beiden Enden frei hervorragenden Faden aufrollt und dann weiter einzieht, wie aus beigegebener Figur ersichtlich ist (Abb. 177).

2. Nahrungsaufnahme durch Umfließen. Hierbei wird ein benetzbarer Nahrungskörper nach Berührung mit dem Amöbenprotoplasma von Pseudopodien aktiv umflossen. Auch hier muß der Fremdkörper zu den Bestandteilen des Amöbenprotoplasmas eine größere Adhäsion besitzen als das umgebende Medium. In beiden Fällen muß dann an der Berührungsstelle die Oberflächenspannung der Amöbe herabgemindert werden, was weiterhin den Import oder das Umfließen bedingt. Zwischen den beiden Arten gibt es verschiedene Übergänge.

3. Die Nahrungsaufnahme durch Zirkumvallation, die sich bei mehr oder minder fester, gelartiger Pellicula (Erdamöben) findet, macht auf den ersten Blick den Eindruck einer zweckmäßigen Handlung. Ohne direkt mit dem Körper in Berührung zu kommen, umschließt die Amöbe durch Aussenden von Pseudopodien nach verschiedenen Seiten und nachträgliche Verschmelzung derselben den Fremdkörper und fängt ihn auf diese Weise gewissermaßen ein. Rhumbler

vermochte aber auch diesen Vorgang physikalisch zu erklären und an anorganischen Tropfen nachzuahmen. Als Hauptmoment kommt hierbei durch Reizwirkung von der Beute her eine Verflüssigung der festen Oberflächenschicht in Betracht, welche ein pseudopodiales Vordringen der verflüssigten Protoplasmapartie nach der Beute hin zur Folge hat. „Bei dem Vordringen gegen die Beute steigert sich aber infolge der mit der Annäherung zunehmenden Verflüssigung die Oberflächenspannung der der Beute am meisten genäherten Teile, und infolge hiervon muß die vorfließende Masse sich in Kreisbogen in einiger Entfernung von der Beute um letzteren herumschlagen."

4. Die Nahrungsaufnahme durch Invagination findet sich ebenfalls bei Amöben mit Pellicula. Hier wird bei Berührung mit dem

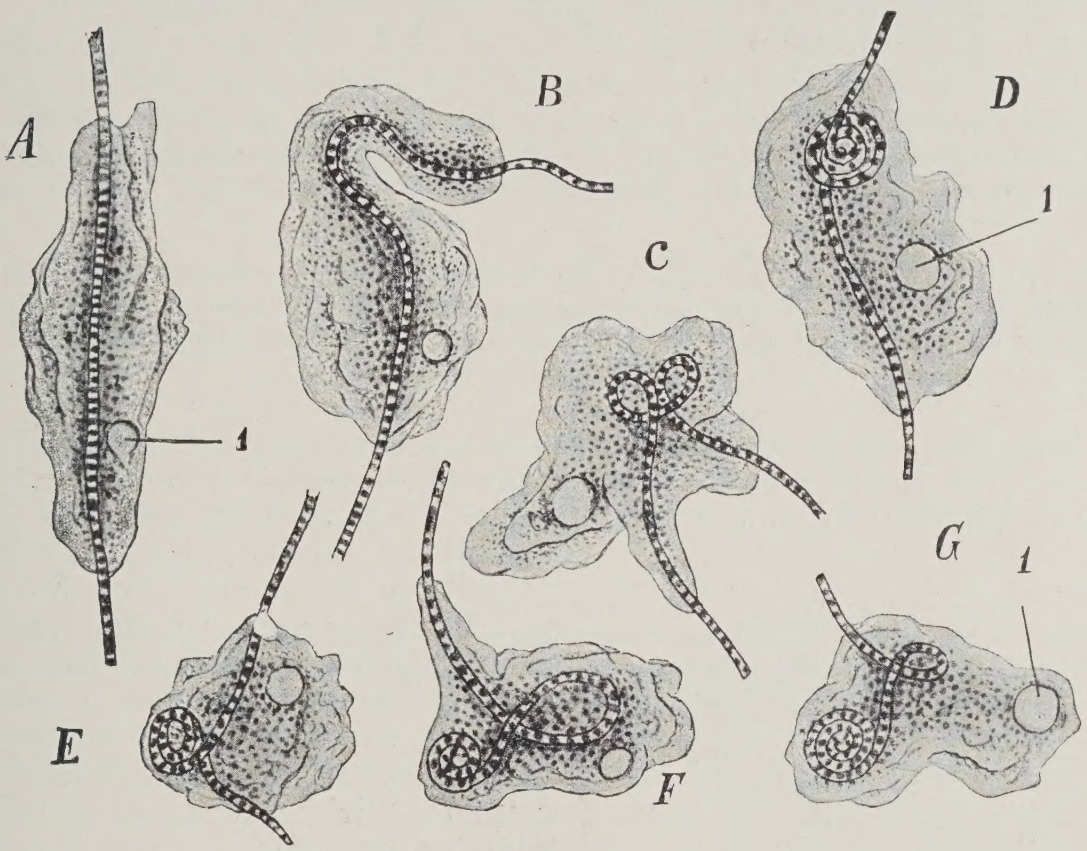


Abb. 177. Aufnahme eines Oscillariafadens durch *Amoeba verrucosa*. A—G aufeinanderfolgende Stadien des Vorganges. *1* kontraktile Vakuole. Aus Lang nach Rhumbler.

Fremdkörper die Oberfläche nicht sofort verflüssigt, sondern sie wird nur nachgiebiger und der Nahrungskörper senkt sich ein und wird mit einem Sack von Pellicula schlauchartig ins Innere eingestülpt. Nachträglich wird die miteingestülpte Pellicula eingeschmolzen und in Entoplasma verwandelt (Abb. 178).

Die hier für die Amöben aufgeführten Arten der Fremdkörperaufnahme dürften wohl auch für alle übrigen Zellarten mit nackter Oberfläche Geltung haben, und zwar wird es sich vornehmlich um die beiden ersten Formen handeln. Das gilt wohl auch für die Phagocytose der Leukocyten.

Bei allen Infusorien und den meisten Flagellaten ist jedoch die Oberfläche von einer dauernden Pellicula bedeckt, die eine allseitige beliebige Aufnahme fester Nahrung nach der Art der Amöben unmöglich macht. Primitive Flagellaten nehmen die feste Nahrung an besonders

lokalisierten Mundstellen, nicht gelatinierten nackten Oberflächenpartien meist am Grunde der Geißeln auf. Wenn durch die Tätigkeit der

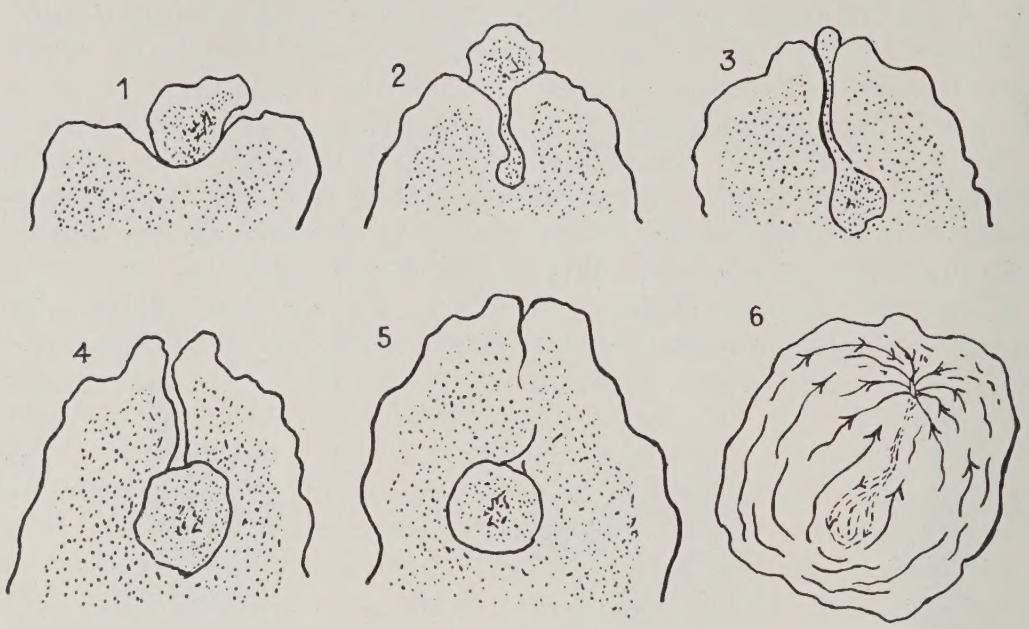


Abb. 178. Schematische Darstellung der Nahrungsaufnahme durch Invagination bei *Amoeba terricolla*. 1—5 aufeinanderfolgende Stadien des Vorganges. 6 Bewegungsrichtung der einzelnen Partien der Oberfläche der Pellicula während derselben. Nach Große-Allermann.

Geißeln ein Nahrungskörper an die Mundstelle herangetrieben wird, so bildet sich sofort eine Nahrungsempfangsvakuole, die wohl aber mit Recht von Biedermann als hyalines Pseudopodium gedeutet wird, und nimmt ihn auf. Bei den höheren Flagellaten sowie den Infusorien sind jedoch zum Zweck der Nahrungsaufnahme besondere pelliculare Bildungen, ein sogenannter Zellmund, Cytostom, oft auch ein Zellschlund, Cytopharynx, vorhanden. Im einfachsten Falle handelt es sich um eine pelliculare Einstülpung, etwa vergleichbar mit der Nahrungsaufnahme durch Invagination bei Amöben, nur mit dem Unterschied, daß die Pellicula-Einstülpung hier dauernd und an bestimmter Stelle lokalisiert ist und am Grunde offen an nacktes Entoplasma grenzt. Das Cytostom der Infusorien setzt sich oft in einen tief ins Zellinnere führenden Schlund fort. Die Nahrung wird durch die Tätigkeit der Geißeln oder Cilien mit einem Flüssigkeitsstrom in den Schlund hineingestrudelt und trifft auf dem Grunde desselben auf das nackte Entoplasma (Abb. 179). Letzteres buchtet sich unter dem fortwährenden Drucke ein und umschließt die Nahrung zugleich mit aufgenommenem Wasser zu einer Nahrungsvakuole. Letztere

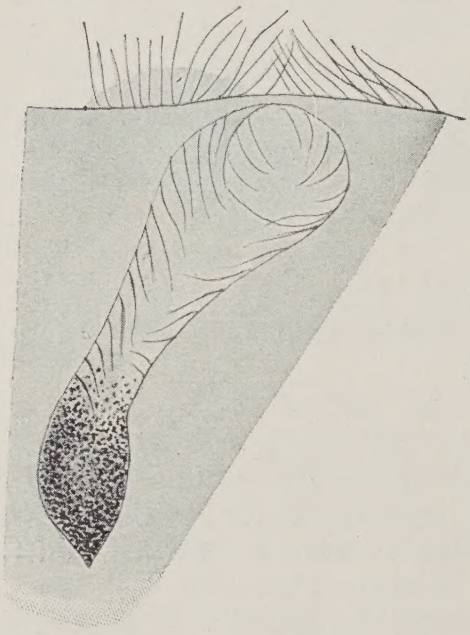


Abb. 179. Cytopharynx eines *Carchesiums*, welches Tuschepartikel einstrudelt. Moment kurz vor der Ablösung der Nahrungsvakuole. Nach Greenwood aus Gurwitsch.

wird dann abgeschnürt und von der Plasmaströmung mitgerissen (Abb. 180).

Man hat nun vielfach die Frage diskutiert, ob bei der Aufnahme fester Fremdkörper ins Protoplasma der Zellen nur die schon erwähnten rein mechanischen Bedingungen maßgebend sind oder ob den verschiedenen Zellarten ein gewisses Wahl- und Auslesevermögen zukomme. Für beide Ansichten hat man gewisse Beobachtungen angeführt. So gelingt es z. B. ohne weiteres, viele Amöben und Infusorien nicht nur mit überflüssigen, sondern sogar mit schädlichen Fremdkörpern zu füttern, und man kann Amöben und Infusorien mit Fremdkörpern, wie Karmin oder Tusche, direkt zu Tode füttern, eine Erscheinung, die selbstredend ganz für eine rein mechanische Aufnahme spricht. — Auf der anderen Seite aber scheinen viele Beobachtungen zu zeigen, daß bestimmte Protozoenarten unter einer großen Anzahl ihnen zur Verfügung stehender Nahrungskörper, meist anderer lebender Organismen, nur ganz bestimmte in das Innere aufnehmen, daß sie also eine Auswahl treffen. Ja Metalnikow hat sogar nachzuweisen versucht, daß Infusorien nicht nur imstande seien, eine Wahl zwischen

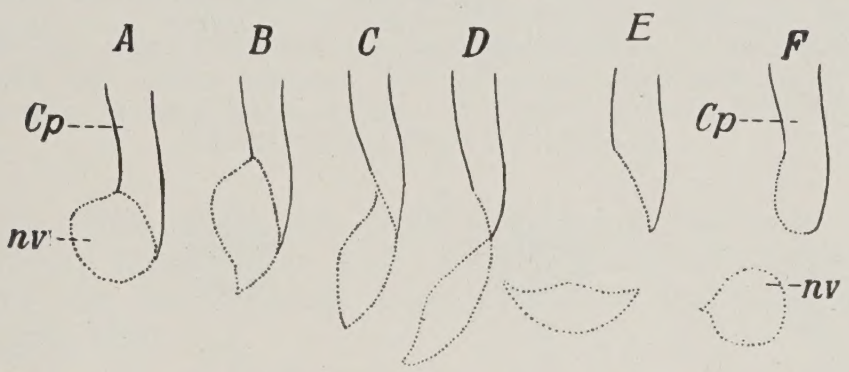


Abb. 180. Bildung und Ablösung der Nahrungsvakuole bei *Paramaecium caudatum*. Zu beachten deren Spindelform trotz des flüssigen Zustandes des umgebenden Mediums. *Cp* Cytopharynx, *nv* Nahrungsvakuole. Nach Nierenstein.

verschiedenen Fremdkörpern zu treffen, sondern daß sie auch befähigt wären, dargereichte, nicht ausnutzbare schädliche Substanzen, die sie zunächst wahllos aufnehmen, allmählich zurückzuweisen, indem sie gewissermaßen lernen würden, diese wertlosen oder schädlichen Elemente von den nützlichen zu unterscheiden.

Alle diese Beobachtungen und Experimente, die darauf abzielen, eine willkürliche Nahrungsauswahl oder gar spezifisch psychische Fähigkeiten der Zellen bei der Aufnahme der Fremdkörper aufzuzeigen, beweisen jedoch nicht das, was die betreffenden Autoren damit beweisen wollen. Am schlagendsten tritt das durch eine Untersuchung von Koltzoff zu Tage, der nachgewiesen hat, daß die Aufnahme von Fremdkörpern bei dem Infusor *Carchesium* allein von der Konzentration der H-Ionen im Medium abhängig ist. So wird z. B. bei Zufügung von Salzsäure in einer Konzentration von 0,00006—0,00008 m die Aufnahme von Tusche bei *Carchesium* herabgesetzt und von einer Lösung von 0,00009 m an vollkommen sistiert. Durch Neutralisation des Mediums kann die Nahrungsaufnahme und Vakuolenbildung wiederhergestellt werden. Es handelt sich also um einen reversiblen Prozeß, der vermutlich durch eine Veränderung der Oberfläche des Protoplasmas bedingt ist. Allerdings wird durch den

Koltzoffschen Versuch das Vorhandensein eines „Wahlvermögens" noch nicht ausgeschlossen. Aber alle die oben erwähnten vitalistischen und psychologischen Deutungen der Nahrungsauswahl der Zellen könnten durch ähnliche Verhältnisse, wie sie zum ersten Male hier von Koltzoff exakt aufgezeigt worden sind, ihre Erklärung finden. Bei Amöben spielt außerdem die Benetzbarkeit der Nahrungskörper für die scheinbare Auswahl eine maßgebende Rolle.

Dieselben Gesetzmäßigkeiten, die die Aufnahme von festen Körpern für die lebende Zelle beherrschen, also in erster Linie die Oberflächenkräfte, gelten natürlich auch für die Entfernung der unverdaulichen Nahrungsreste aus dem Innern. Durch die Veränderung, die die Körper durch die Verdauung im Innern der Zelle erleiden, eventuell auch durch Veränderung des lebenden Protoplasmas selbst, wird das Verhältnis der Oberflächenkräfte zwischen Nahrungsvakuole und lebendem

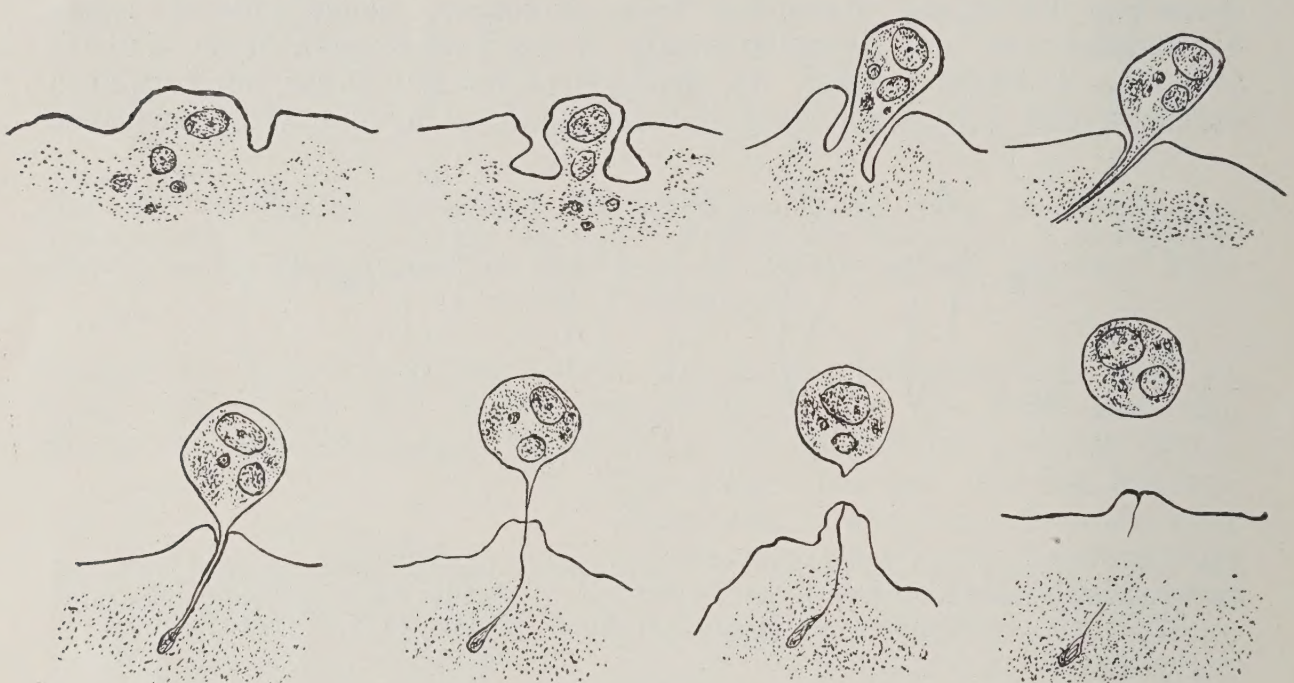


Abb. 181. Schematische Darstellung einer Defäkation mit Hilfe einer Invagination. Nach Große-Allermann.

Protoplasma verändert, und bei Berührung einer solchen Vakuole mit der äußeren Plasmahaut und dem äußeren Medium kann die Vakuole explosionsartig ihren Inhalt entleeren. Bei Formen mit fester Pellicula geschieht das an einer bestimmten Stelle, bei der, wie beim Zellmund, die Pellicula eingebuchtet ist, dem Zellafter. Wie bei der Aufnahme von Fremdkörpern durch Import kann auch die Defäkation langer, aufgerollter Algenfäden z. B. ohne merkliche Gestaltsveränderungen der Amöbe in der entsprechenden, jedoch entgegengesetzten Weise vor sich gehen. Auch eine der Invagination entsprechende Art der Entleerung unverdaulicher Nahrungsreste findet sich bei den betreffenden Amöben (Abb. 181).

Daß es sich bei Aufnahme wie Abgabe dieser festen Nahrungsstoffe in und aus der Zelle um keine spezifisch vitalen Erscheinungen handelt, hat Rhumbler durch Modellversuche an Chloroformtropfen zeigen können. Wenn man einen feinen, mit Schellack überzogenen Glasfaden mit einem Chloroformtropfen in Berührung bringt, so wird er in derselben Weise, wie wir das oben

für einen Algenfaden bei *Amoeba verrucosa* gesehen haben, durch Import in den Chloroformtropfen eingezogen und im Innern desselben aufgerollt (Abb. 182, 183). Nach einiger Zeit jedoch wird durch die Ein-

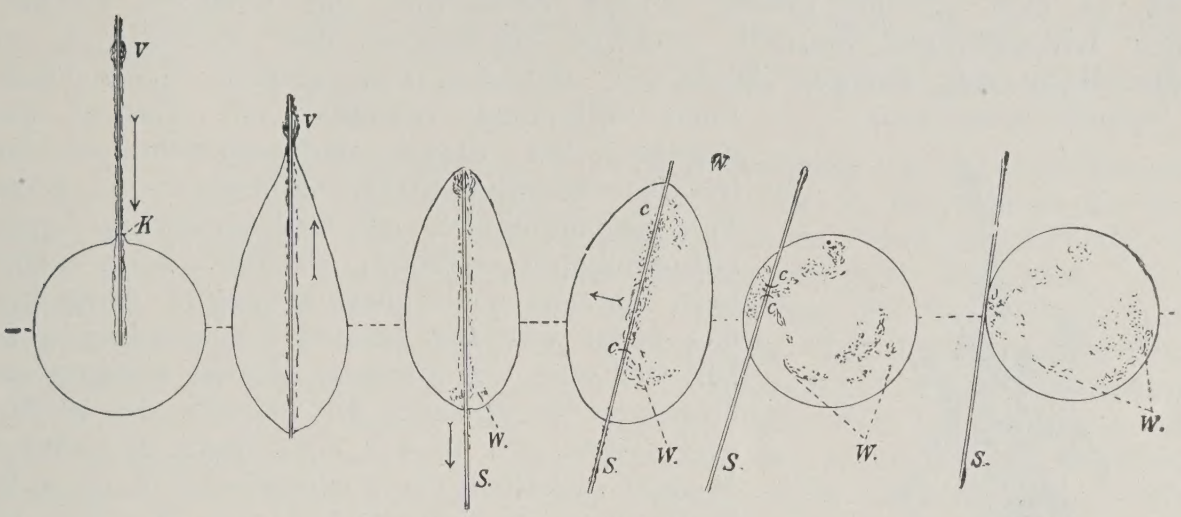


Abb. 182. Ein überschellackter Glasfaden wird von einem Chloroformtropfen aufgenommen und dann, nachdem er seiner Schellackrinde entkleidet ist, wieder ausgestoßen. *V* eine zufällige Verdickung der Schellackrinde. *S* überschellacktes Stück des Glasfadens, das schon während der Aufnahme des Fadenstückes *V* aus dem Chloroformtropfen herausgedrängt wurde. *W* Wolken gelösten Schellacks im Chloroformtropfen. Nach Rhumbler.

wirkung des Chloroforms der Schellacküberzug von dem Chloroformtropfen gelöst; nun ändern sich die Adhäsionsverhältnisse und der Faden wird, wie der verdaute Algenfaden, aus dem Chloroformtropfen entfernt (Abb. 182).

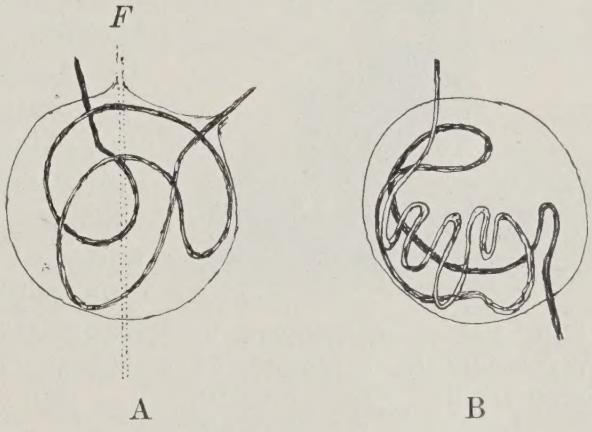


Abb. 183 A und B. Nachahmung der Aufnahme eines *Oscillaria*-Fadens durch eine Amöbe. Die punktierte Linie bei *F* in A bezeichnet einen geraden Schellackfaden, welcher auf den im Wasser liegenden Chloroformtropfen aufgelegt wird. Infolge der Benetzung wird der Faden eingezogen (A) und, während er weich wird, immer mehr eingerollt (B). Nach Rhumbler aus Gurwitsch.

B. Baustoffwechsel.

1. Assimilation der Mineralbestandteile.

Wir wissen bereits, daß für das Leben sämtlicher Organismen, außer den an dem Aufbau der Eiweißkörper direkt beteiligten Stoffen (C, N, O, H, S und P) noch eine Anzahl von Elementen (Erdalkalien und Metallen) unerläßlich ist, die in der Regel in Form von Salzen in der Zelle sich finden. Es sind dies: Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen, die zusammen mit Schwefel und Phosphor die unverbrennlichen Rückstände der lebenden Substanz

bilden und daher in der Regel als Aschesubstanzen bezeichnet werden. Daß von diesen der Schwefel und der Phosphor für das Leben der Zelle unerläßlich ist, ist ohne weiteres ersichtlich, da es sich ja bei diesen beiden Elementen um wichtige Glieder der Eiweißkörper handelt. Schwer einzusehen und aufzuklären ist die Rolle der übrigen Elemente, die uns zum großen Teile heute noch vollkommen rätselhaft ist. Daß es sich dagegen bei diesen Körpern um absolut lebensnotwendige Stoffe handelt, die in Form von Salzmolekülen oder dissoziierten Ionen aufgenommen werden, darüber kann heute kein Zweifel mehr bestehen, und zwar gilt das nicht nur für pflanzliche, sondern auch für tierische Organismen. Dabei nehmen die einzelnen Organismen die betreffenden Stoffe, auch wenn sie in der Umgebung in anderen Mengenverhältnissen vorhanden sind, in ganz bestimmten Prozentverhältnissen, die für die einzelnen Zellarten weitgehend auseinandergehen, ins Innere auf.

Abb. 184. Buchweizen in Wasserkultur. I normal, II ohne Kali. Nach Nobbe aus Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.

Zuerst hat man sich bei den Pflanzen von der Notwendigkeit der Aschesubstanzen überzeugt, indem man, wie das Salm-Horstmar sowie Wiegmann und Holzdorf zuerst ausführten, die Pflanzen in künstlichen Böden (z. B. gepulvertem Bergkristall und Kohle oder Platinschnizel und Sand) kultivierte, denen man die betreffenden Salze zusetzte. Weit wichtiger wurde aber noch die Methode der sogenannten Wasserkultur, die Sachs und Knop eingeführt haben. Es ist nämlich möglich, nicht nur Wasserpflanzen und Algen, sondern auch Landpflanzen so zu kultivieren, daß man sie in einer wässerigen Lösung von verschiedenen Salzen sich entwickeln läßt, und zwar so entwickeln, daß eine reichliche Vermehrung der Trockensubstanz stattfindet. So kann Mais unter günstigen Bedingungen sein Samengewicht auf das 360—370fache, Buchweizen auf das 1000fache steigern. Solche reichliche Vermehrung des Trockengewichts ist zur richtigen Beurteilung der Wasserkultur aber notwendig, da eine gewisse Entwicklungsfähigkeit dem Pflanzensamen auch ohne äußere Zufuhr von Salzen, allein durch die in ihnen gespeicherten Reservestoffe möglich ist. Die beigefügte Figur (Abb. 184) zeigt die Entwicklung von Buchweizen in einer Nährlösung ohne Kali und einer solchen mit Kali als Beispiel, wie deratige Versuche durchgeführt werden und wie sinnfällig die Ergebnisse sind. Die gebräuchlichsten Nährlösungen sind die von Knop, Sachs, Molisch u. a., von denen hier einige als Beispiel der Zusammensetzung angeführt seien:

Knop		Sachs		Molisch	
Magnesiumsulfat	0,25 g	Salpetersaures Kalium	1,0 g	Wasser	250 g
Calciumnitrat	1,00 „	Chlornatrium	0,5 „	$(NH_4)_2HPO_4$	0,2 „
Saures phosphorsaures Kalium	0,25 „	Calciumsulfat	0,5 „	K_2HPO_4	0,1 „
Chlorkalium	0,12 „	Magnesiumsulfat	0,5 „	$MgSO_4$	0,1 „
Eisenchlorid	(Spur)	Phosphorsaurer Kalk	0,5 „	$CaSO_4$	0,1 „
		Eisenchlorid	(Spur)	Spur Eisenvitriol (2 Tropfen einer 1-proz. Lösung)	

Aller Wahrscheinlichkeit nach werden die Salze nur in dissoziiertem Zustande, also als die Kationen K^+, Ca^{++}, Mg^{++}, Fe^{++} und die Anionen SO_4^{--}, $H_2PO_4^-$, NO_3^- aufgenommen. Es ist daher gleichgültig, ob man das K als Kaliumnitrat oder Kaliumphosphat darbietet. Von größerer Wichtigkeit ist dagegen die Reaktion der Nährlösung, die allerdings für die verschiedenen Zellenarten eine sehr verschiedene sein muß. So gedeihen die meisten Wasserpflanzen vielfach in schwach alkalischer Lösung besser als in saurer. Für die Landpflanzen ist ganz allgemein eine schwach saure Reaktion der Nährlösung notwendig. Seeigeleier bedürfen zu ihrer Entwicklung einer schwach alkalischen Lösung. Durch die überwiegende Aufnahme einzelner Stoffe erleidet die Nährlösung vielfach eine Änderung ihrer H-Ionenkonzentration, so daß sie bei länger dauernder Kultur erneuert werden resp. durch Zufügen einzelner Salze die ursprüngliche H-Ionenkonzentration wiederhergestellt werden muß.

Ähnlich exakte Versuche wie für pflanzliche Zellen und Pflanzen liegen für tierische Organismen nur in ganz geringem Umfange vor. Sie beziehen ja auch in der Regel ihre Salze nicht direkt in Form von anorganischen Salzlösungen, sondern indirekt durch die Beimengung ihrer sonstigen organischen Nahrung. Doch ist auch speziell für die Entwicklung der Seeigeleier durch die Versuche von Herbst in ähnlich exakter Weise wie auf botanischem Gebiete durch Züchtung in künstlichem Seewasser die absolute Notwendigkeit der verschiedenen Aschebestandteile nachgewiesen worden.

Wenn wir uns nun der näheren Bedeutung der einzelnen Elemente zuwenden, so ist, wie schon oben erwähnt, die Rolle von Schwefel und Phosphor als wichtiger Elemente der Eiweißkörper und Lipoide ohne weiteres klar. Der Phosphor wird von der Pflanzenzelle meist als Phosphat oder Orthophosphat aufgenommen, doch können auch vielfach organische Phosphorverbindungen Verwendung finden, aus denen die Phosphorsäure abgespalten wird. Die Tierzelle entnimmt ihren Phosphorgehalt wohl nur aus organischen Phosphorverbindungen, doch genügen auch hier, wie Versuche gezeigt haben, anorganische Phosphorverbindungen vollkommen zur Bestreitung des Phosphorstoffwechsels.

Der Schwefel kann wohl nur in einigen wenigen Fällen, die wir später noch eingehender kennen lernen werden, direkt als Element Aufnahme finden. In der Regel wird er von den Pflanzenzellen als Sulfat, das in Boden und Gewässern überall zur Verfügung steht, aufgenommen. Die tierischen Zellen dagegen bestreiten ihren Schwefelbedarf ausschließlich aus organischen Schwefelverbindungen.

Das Kalium kann der Pflanzenzelle in Form verschiedener Salze als Nitrat, Phosphat usw. geboten werden und steht auch in der freien Natur meist in dieser Form zur Verfügung. Über die Bedeutung des Kaliums im Stoffwechselgetriebe sind wir außerordentlich wenig unterrichtet. Das einzige, was wir wissen, ist, daß in wachsenden, eiweiß-

reichen pflanzlichen Organen besonders reichlich Kali nachgewiesen werden kann. Die häufige Vermutung, daß es vielfach salzartige Verbindungen mit Eiweißkörpern bildet, ist unbewiesen. Man hat versucht, das Kalium durch andere ihm nahestehende Elemente, wie Lithium, Rubidium, Caesium usw., zu ersetzen. Doch ist dies in der Regel nicht vollständig möglich. Nur bei gewissen Bakterien und Pilzen gelingt es, das Kalium durch geeignete Konzentration von Rubidium und Caesium zu ersetzen (Bennecke). Bei den sich entwickelnden Seeigeleiern ist bis zu einem gewissen Grade ein Ersatz durch Lithium möglich, doch treten auch hier nach einiger Zeit schwere Entwicklungsschädigungen auf.

Nicht weniger rätselhaft ist die Rolle des Natriums. Für die meisten Pflanzen, mit Ausnahme der Meeresdiatomeen und anderer Meeresalgen, ist das Natrium kein lebensnotwendiger Stoff. Dagegen ist es für die tierische Zelle wohl allgemein ein absolut notwendiges Element. Da die meisten Salze, vor allen Dingen auch Kalium, bei alleiniger Darbietung eine sehr giftige Wirkung auf die Zellen ausüben, die durch Zufügung anderer Salze (z. B. Natrium) behoben werden kann, so hat man vielfach die lebensnotwendige Rolle des Na in dieser entgiftenden Wirkung auf das Kalium erblickt. Durch Na werde das Kalium erst in den Stand gesetzt, seine notwendige, wenn auch noch rätselhafte Rolle für das Stoffwechselgetriebe zu erfüllen.

Das Magnesium stellt im Gegensatz zum Natrium für alle pflanzlichen und tierischen Zellen ein lebensnotwendiges Element dar. Aber auch hier ist uns die Bedeutung und die Ursache der Unentbehrlichkeit unbekannt. Das einzig Sichere ist die wichtige Rolle, die es bei den grünen Pflanzen spielt, seit durch die Untersuchungen von Willstätter das Magnesium als wichtiger Bestandteil des Chorophylls nachgewiesen ist. Da es aber auch in chlorophyllfreien Organismen vorkommt und hier ebensowenig entbehrt werden kann, so müssen ihm noch andere Funktionen zukommen, die vorderhand noch unbekannt sind. Allein geboten wirkt es in der Regel außerordentlich schädlich, doch kann die giftige Wirkung durch Zusatz von Kalksalzen in der Regel leicht behoben werden.

Calcium. Für alle höheren Pflanzen und alle Tiere ist auch das Calcium ein unentbehrlicher Stoff. Nur die Pilze und Bakterien, sowie gewisse Algen können auch ohne Ca gedeihen, ja für manche Algen wird Ca gerade als ein wachstumshemmendes Element angegeben. Die Rolle des Calciums im Stoffwechsel der Zellen ist ebenso unbekannt wie die des Kaliums und Magnesiums. Daß es die giftige Wirkung anderer Salze aufhebt, kann wohl kaum seine lebensnotwendige Bedeutung erschöpfen.

Das Eisen ist im Gegensatz zum Calcium für sämtliche Organismen absolut lebensnotwendig. Bis vor kurzer Zeit war auch die Bedeutung des Eisens im Stoffwechselgetriebe der Zelle völlig unbekannt und rätselhaft. Zwar hatte man schon früher gefunden, daß die höheren Pflanzen in allen eisenfreien Lösungen kein Chlorophyll zu bilden vermögen, daß sie bei Eisenmangel der Chlorose anheimfallen. Aber die Rolle, die hierbei das Eisen spielt, ist heute noch rätselhaft, da die neuerliche Analyse des Chlorophylls durch Willstätter gezeigt hat, daß an seinem Aufbau kein Eisen beteiligt ist, wie man früher vielfach angenommen hat. Da das Eisen zudem auch für sämtliche chlorophyllfreien Organismen ebenso notwendig ist, so kann auch in seiner Be-

teiligung für die Chorophyllbildung seine Rolle für das Gesamtlebensgetriebe nicht erschöpft sein. Neuerdings hat nun Warburg gezeigt, daß Eisen in organischer Bindung als Katalysator für die Zellatmung wirksam ist. Wir werden diese Verhältnisse bei der Besprechung der Atmung eingehender kennen lernen. Durch diese Untersuchungen scheint die Rolle des Eisens für das Stoffwechselgetriebe der Organismen geklärt.

Außer den absolut für alle Organismen lebensnotwendigen Elementen kommen bei manchen Tieren und Pflanzen noch andere regelmäßig vor, manchmal in großer Menge. Neben dem schon erwähnten Na sind es vor allem Cl, I, Li, S, und Al. Die Elemente Cl und I sind für höhere Tiere unentbehrlich (eine Rolle des Jods werden wir später bei der Besprechung der sog. Hormone kennen lernen) während die bisher daraufhin genauer untersuchten Pflanzen ihrer nicht zum Leben bedürfen. Ob das auch für die stark jodhaltigen Meeresalgen gilt, ist unbekannt. Auch die Si enthaltenden Pflanzen und Tiere (von letzteren sind bisher allerdings nur Heliozoen näher untersucht) können es, mit Ausnahme der Diatomeen (Richter), entbehren. Die Notwendigkeit des Aluminiums, die von Skoklossa für Binsen und Gräser angegeben wird, ist noch umstritten. In manchen wirbellosen Tieren findet sich auch regelmäßig Kupfer (Mollusken und Krustaceen) und Vanadium (Ascidien). Da diese Metalle hier an Stelle von Eisen im Blut chemisch gebunden vorkommen und diese chemischen Verbindungen (wenigstens das kupferhaltige Hämocyanin) für die Sauerstoffübertragung dieselbe Rolle spielen wie das eisenhaltige Hämoglobin im Wirbeltierblut, so wird es sich hier um lebensnotwendige Stoffe handeln.

2. Assimilation des Kohlenstoffes und der strahlenden Energie bei der autotrophen Pflanze. Photosynthese.

Der Gesamtstoff- und Energiewechsel in der lebenden Natur wird direkt oder indirekt beherrscht durch die Assimilation des Kohlenstoffes und der strahlenden Energie in den grünen Pflanzen, die Photosynthese. Die Photosynthese ist der fundamentale Prozeß, der alles Lebensgeschehen auf der Erde letzten Endes bedingt. Durch die Absorption der strahlenden Sonnenenergie wird die Kohlensäure der Luft in Kohlenstoff (C) und Sauerstoff (O_2) gespalten, welch letzterer in gleichen Volumprozenten wie die gespaltene Kohlensäure abgegeben wird. Dabei wird in den lebenden Chloroplasten, in denen der Vorgang allein möglich ist, der C mit dem zugleich aufgenommenen H_2O zu organischen Kohlenstoffverbindungen, Zucker und Stärke, aufgebaut. Gleichzeitig mit dieser Synthese organischer Körper wird strahlende Energie der Sonne in potentielle chemische Energie umgewandelt und damit die Energie für alles Lebensgeschehen auf der Erde gewonnen. Der Vorgang der Photosynthese verläuft also kurz nach folgender Formel:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 - 690000\ \text{Kal.}$$

Die Zahl — 690000 bedeutet die Änderung der freien Energie, wenn sich der Vorgang von links nach rechts abspielt. Um also unter den gegebenen Bedingungen 1 Molekül Traubenzucker zu bilden, müssen mindestens 690000 Kal. Arbeit geleistet werden oder der 6. Teil, 115000 Kal., um 1 Molekül CO_2 zu reduzieren.

a) Methodik.

Ehe wir uns mit den einzelnen Teilvorgängen und der Bedeutung der einzelnen Faktoren, wie CO_2, Licht und Chlorophyll usw. näher beschäftigen, seien einige Bemerkungen über die Methodik der Assimilationsversuche vorausgeschickt. Dieselbe geht entweder darauf aus, den Gaswechsel, die Aufnahme von CO_2 und die Abgabe von O_2 festzustellen und womöglich zu messen oder aber das Auftreten der Assimilationsprodukte, der Kohlehydrate. Vielfach hat man sich begnügt mit einfach qualitativen Methoden, wichtiger sind natürlich exakt quantitative Messungen. Am einfachsten zum qualitativen Nachweis der Kohlensäurezerlegung ist die sogenannte Gasblasenmethode, die bei Wasserpflanzen Anwendung findet. Man bringt ein abgeschnittenes Blatt von *Helodea canadensis, Potamogeton* usw. in kohlensäurehaltiges Wasser und setzt es der Beleuchtung aus. Man sieht dann aus der Schnittfläche in regelmäßiger Folge kleine Gasbläschen auftreten und aufsteigen. Es rührt dies daher, daß der bei der Assimilation entstandene Sauerstoff in den großen interzellularen Geweben dieser Pflanzen zur Abscheidung gelangt, dort einen Überdruck erzeugt und daher in Form von Blasen ausgeschieden wird. Die aufsteigenden Gasblasen lassen sich in einem übergestülpten Reagenzglas auffangen und durch Einführung eines glimmenden Spanes als Sauerstoff erkennen (Abb. 185). Auch durch Gasanalyse läßt sich ein hoher Prozentsatz von dem aufgenommenen Gas als O_2 feststellen, wobei allerdings auch ein beträchtlicher Teil sich als Stickstoff erweist. Der Nachweis, daß die aufsteigenden Sauerstoffbläschen tatsächlich durch die Zerlegung der Kohlensäure unter der Einwirkung des Lichtes zustande kommen, läßt sich einmal dadurch zeigen, daß bei Verdunkelung die Gasblasen sofort aufhören, andererseits dadurch, daß durch Bindung der Kohlensäure im Wasser, z. B. durch Zufügung von $CaOH_2$, oder bei Verwendung von ausgekochtem Wasser, ebenfalls der Strom sofort zum Stillstand kommt. Durch Zählen der Blasen an einem bestimmten Objekt kann man direkt ein quantitatives Maß für die Kohlensäureassimilation gewinnen.

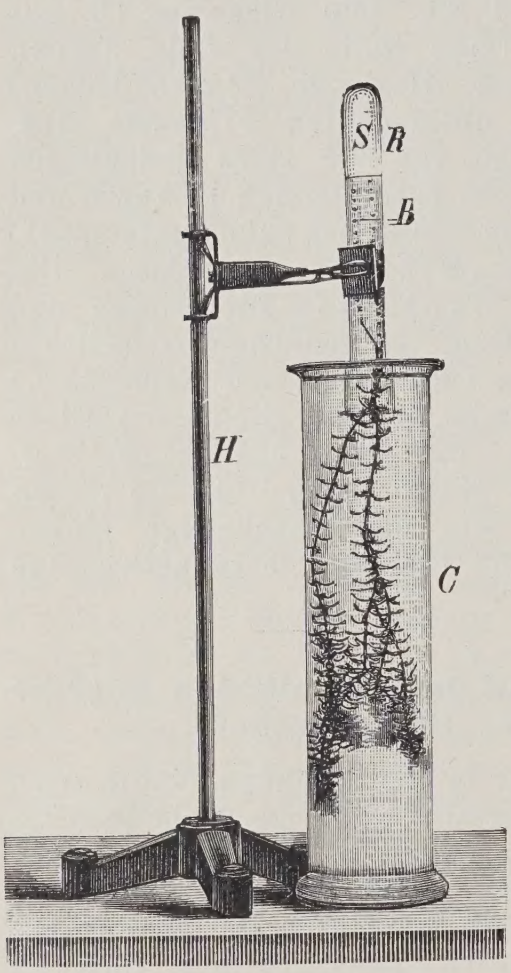


Abb. 185. Gasblasenausscheidung aus beleuchteten Wasserpflanzen. *C* wassererfüllter Glaszylinder mit *Elodea*. *B* Gasblasen, *R* Reagenzglas, *S* aufgesammeltes Gas. Nach Noll.

Eine sehr hübsche, vorwiegend qualitative Methode ist die sogenannte Bakterienmethode von Engelmann, die sich auf die Sauerstoffempfindlichkeit mancher Bakterien gründet. Man bringt einen Algenfaden, z. B. *Spirogyra*, zusammen mit Bakterien (aus einer Reinkultur) unter ein Deckglas in Wasser, das man mit Vaseline umrandet und vom Sauerstoff abschließt. Wird der Faden beleuchtet, so beobachtet

man nach kurzer Zeit, daß die anfangs planlos umherschwärmenden Bakterien nun in Massen um den Algenfaden sich ansammeln (Abb. 186). Mit dem Aufhören der Beleuchtung zerstreuen sich dann die Bakterien wieder. Die Methode ist außerordentlich empfindlich und vermag schon minimale Spuren von Sauerstoff nachzuweisen.

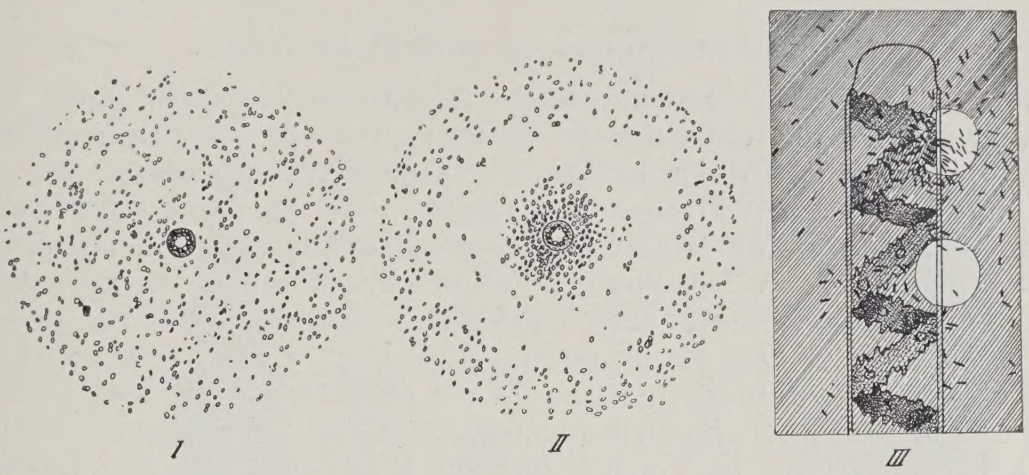


Abb. 186. I In der Mitte kugelige grüne Alge, gleichmäßig von Bakterien umgeben (im Dunkeln). Vergr. 150. II dasselbe Präparat nach kurzer Beleuchtung. III *Spirogyra*-Zelle, an zwei kreisförmigen Stellen beleuchtet. Bakterienansammlung nur am Chlorophyll. Vergr. 250. Nach Engelmann, 1894.

Wenn auch speziell die Gasblasenmethode wegen ihrer Einfachheit vielfach quantitativ benutzt worden ist, so machen sich bei ihr doch zu viele Fehlerquellen geltend, um wirklich exakte Resultate zu erhalten. Um solche zu gewinnen, muß man daher eine quantitative Analyse des Gasgehaltes durchführen, wofür es verschiedene Methoden gibt, auf die wir hier aber nicht näher eingehen können. Eine sehr exakte Methode hat neuerdings Warburg bei seinen Assimilationsversuchen mit Reinkulturen an der einzelligen Alge *Chlorella* benutzt. Die Assimilationsgröße wird dabei manometrisch an der Druckänderung in dem Kolben der Nährlösung bei CO_2 als Kohlensäurequelle gemessen. Die Druckänderung ist abhängig von der Verschiedenheit der Absorptionskoeffizienten von O_2 und CO_2 in Wasser.

Das Auftreten der Kohlehydrate bei der Assimilation wird rein qualitativ mit der Sachsschen Jodprobe festgestellt. Zunächst läßt man durch Verdunkelung der Pflanze alle Stärke in Zucker auflösen und in dem Stengel ableiten. Beleuchtet man ein Blatt einer so vorbereiteten Pflanze, so wird Stärke neu gebildet, die man sehr bald dann nachweisen kann. Man kann den Versuch auch so anstellen, daß man das Blatt mit Stanniol verdunkelt und nur einige Stellen, z. B. das Wort „Stärke“, aus dem Stanniolpapier herausschneidet. Nach Beleuchtung zeigen dann nur die stanniolfreien Blattstellen Stärkereaktion (Abb. 187).

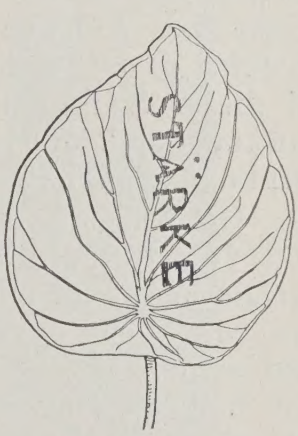


Abb. 187. Assimilationsversuch mit dem Blatt von *Ariopsis peltata*, verkleinert. Aus Jost.

Auch diese Methode ist schon von Sachs zu einer quantitativen ausgebaut worden. Man entnimmt am frühen Morgen einem gut entwickelten Laubblatt irgendeiner großblätterigen Pflanze die eine Hälfte, schneidet aus dieser genau bemessene Flächenschnitte heraus und be-

stimmt deren Trockengewicht. Am Abend desselben Tages werden dann aus der anderen Hälfte, die inzwischen im Tageslicht assimiliert hat, gleichgroße Stücke entnommen und ebenfalls das Trockengewicht festgestellt. Die Zunahme desselben gibt dann das Maß der Assimilation an (Blatthälftenmethode).

b) Chromatophoren und Chlorophyll.

Die mit den verschiedensten Methoden ausgeführten Untersuchungen haben übereinstimmend ergeben, daß nur diejenigen Pflanzenzellen die Kohlensäure im Lichte zu assimilieren vermögen, die grüne oder ähnlich gebaute Chloroplasten (gelbe, rote) besitzen. Und zwar ist die Assimilation an die Anwesenheit des Farbstoffes in den Farbstoffträgern gebunden. Wird nämlich durch Eisenmangel in den Chloroplasten die Bildung des grünen Farbstoffes verhindert, so verlieren sie auch die Fähigkeit zu assimilieren (Pfeffer, Zimmermann). Daß nicht die ganze chlorophyllhaltige Zelle, sondern gerade nur der Chromatophor als Ort der Kohlensäurereduktion in Frage kommt, zeigt in sehr hübscher Weise ein Versuch mit der Engelmannschen Bakterienmethode. Wenn man auf einen Spirogyrafaden zwei kleine Lichtkreise fallen läßt, von denen der eine auf den Chloroplasten, der andere auf den farblosen Plasmaraum zwischen den spiralig aufgerollten Chloroplasten trifft, dann erfolgt nur an dem ersteren die oben erwähnte Ansammlung der Bakterien, also nur hier die Assimilation (Abb. 186 III).

Vielfach ist auch die Frage untersucht worden, ob nicht der gelöste Chlorophyllfarbstoff, wenigstens in kolloidaler Lösung, außerhalb der lebenden Zelle imstande sei, die Kohlensäure zu assimilieren. Alle exakt durchgeführten Versuche haben jedoch ergeben, daß das nicht möglich ist, daß vielmehr die Bindung an das strukturierte Chloroplastenplasma absolut notwendig ist. Alle gegenteiligen Behauptungen treffen nicht zu, und wenn manche Forscher aus dem Auftreten von Aldehyd bei Belichtung von Chlorophyllpräparaten auf eine Reduktion der Kohlensäure außerhalb der Zelle geschlossen haben, so ist dieser Schluß nicht zutreffend, da die Aldehydbildung, wie Willstätter und Stoll gezeigt haben, mit der Zerlegung der Kohlensäure nichts zu tun hat.

In Anbetracht der großen Bedeutung des Chlorophyllfarbstoffes für die Photosynthese seien nun einige Angaben über die chemischen und physikalischen Eigenschaften dieses Stoffes gebracht, die vor allem durch die gründlichen Untersuchungen Willstätters und seiner Mitarbeiter weitgehend aufgeklärt sind. Durch Behandeln mit heißem Wasser und Alkohol läßt sich ein Farbstoff extrahieren, der als Rohchlorophyll bezeichnet wird. Derselbe weist eine deutliche Fluoreszenz auf: im durchfallenden Licht ist die Lösung grün, im auffallenden dunkelrot. Das Spektrum des Rohchlorophylls zeigt eine Anzahl Bänder; es stimmt weitgehend mit dem eines grünen Blattes oder einzelnen Chlorophyllkornes überein, nur sind die Bänder etwas nach Rot verschoben. Schon frühere Untersuchungen hatten ergeben, daß das Rohchlorophyll kein einheitlicher Körper ist, sondern in ihm außer dem grünen noch zwei gelbe Farbstoffe enthalten sind. Der eine derselben ist das Xanthophyll, der andere, mehr gelb-rote, das Karotin. Letzteres ist ein hochmolekularer Kohlenwasserstoff von der Formel $C_{40}H_{56}$. Es ist ein weitverbreiteter Farbstoff nicht nur im Pflanzenreich (Möhrenwurzel, Tomatenfrüchte usw.), sondern auch

im Tierreich. Das Xanthophyll ist ein Oxydationsprodukt des Karotins von der Formel $C_{40}H_{56}O_2$. In neuerer Zeit hatte man fast allgemein angenommen, daß die Karotinoide an der Assimilation nicht beteiligt seien; doch wird durch die neuesten Versuche von Warburg und Negelein auch eine photochemische Wirkung der gelben Farb-

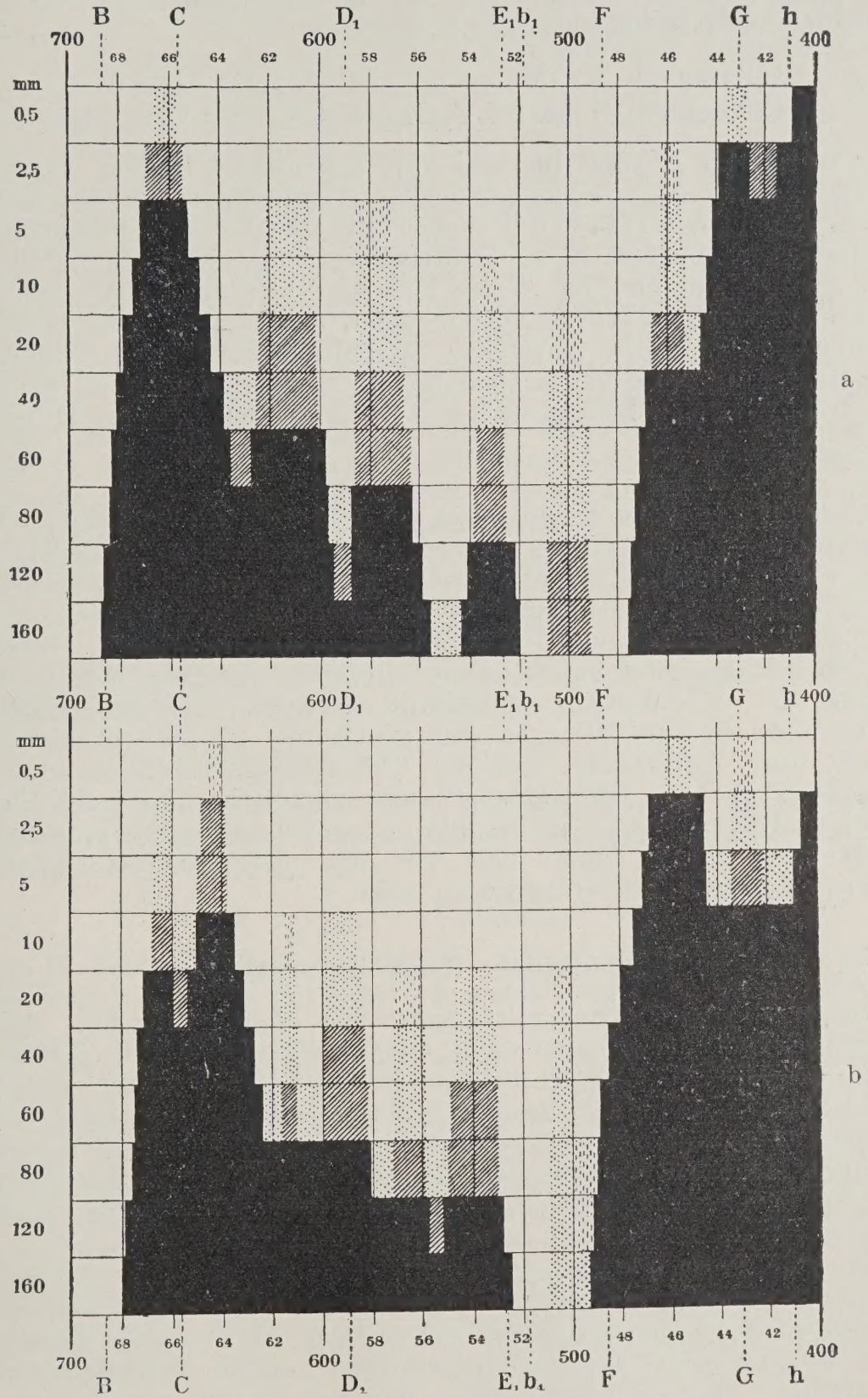


Abb. 188. 1. Absorptionsspektrum des Methylchlorophyllids a. 2. Absorptionsspektrum des Methylchlorophyllids b. Lösung von je 0,0312 g in 1 Liter Äther in Schichtendicke von 0,5—160 mm. Die Absorptionsspektren von Chlorophyll a und b sind fast ganz identisch mit denen ihrer Methylchlorophyllide. Nach Willstätter aus Kniep.

stoffe wahrscheinlich gemacht, wenn sie auch offenbar mit schlechterer Ausbeute arbeiten.

Das eigentliche Chlorophyll ist nach Untersuchungen von Willstätter ein komplizierter Körper, der Magnesium in organischer Bindung enthält. Er stellt sich als die Mischung zweier Komponenten dar, einer blaugrünen, des Chlorophylls A, und einer gelbgrünen, des Chlorophylls B, von folgender Zusammensetzung:

$$\text{Chlorophyll A: } (MgN_4C_{32}H_{30}O)CO_2CH_3CO_2C_{20}H_{39},$$
$$\text{Chlorophyll B: } (MgN_4C_{32}H_{28}O_2)CO_2CH_3CO_2C_{20}H_{39}.$$

Das Chlorophyll A zeigt im Spektrum 8 deutliche Bänder, das Chlorophyll B dagegen 10, wie aus den beiden Abbildungen 188 ersichtlich ist. Die Arbeiten Willstätters haben nun weiter das bedeutungsvolle Resultat ergeben, daß diese Zusammensetzung des Chlorophylls wohl allen Pflanzen in gleicher Weise zukommt und daß nicht, wie früher vielfach angenommen wurde, verschiedene Pflanzen spezifisch verschiedene Chlorophylle besitzen. Auch das Verhältnis der beiden Chlorophyllkomponenten (A und B) zueinander ist ziemlich allgemein gleich, indem dreimal soviel Moleküle von A sich finden als von B (genauer $\frac{A}{B} = 2{,}9$).

Auf die genauere Konstitution der Chlorophylle und ihrer Abbauprodukte, die durch Willstätters Untersuchungen aufgeklärt sind, gehen wir an dieser Stelle nicht weiter ein und weisen nur noch darauf hin, daß die ältere Auffassung, wonach im Chlorophyll Eisen vertreten wäre, nach diesen exakten Untersuchungen nicht zutrifft. Worin die Rolle des Eisens besteht, das, wie wir schon gesehen haben, für die Bildung des Chlorophylls unbedingt notwendig ist (in eisenfreien Lösungen werden die Pflanzen chlorotisch), ist zurzeit unbekannt. Die andere ältere Auffassung, daß der Chlorophyllfarbstoff in seiner Zusammensetzung dem Blutfarbstoff sehr nahestehe, hat sich dagegen bestätigt. Das aus dem Chlorophyll zu gewinnende Spaltungsprodukt, Phylloporphorin, steht dem aus dem Blutfarbstoff gewonnenen Hämoporphorin außerordentlich nahe.

c) Kohlensäure; Assimilationsquotient.

Schon die alten Assimilationsversuche hatten ergeben, daß das Gasvolumen bei der Assimilation unverändert bleibt. Es kommt das daher, daß für jedes verarbeitete Volumen Kohlensäure ein gleich großes Volumen Sauerstoff auftritt. Das Verhältnis $O_2 : CO_2$ wird als Assimilationsquotient bezeichnet. Alle Versuche haben ergeben, daß dieser Quotient nur wenig um die Zahl 1 schwankt. Auf dieser Tatsache basiert das eingangs erwähnte Schema des Assimilationsvorganges.

Die zur Verwendung gelangende Kohlensäure stammt nach diesem Schema aus der Atmosphäre. Wäre außer der atmosphärischen Kohlensäure noch Bodenkohlensäure in erheblichem Maße daran beteiligt, so müßte die Sauerstoffausscheidung größer werden, der Quotient sich also ändern. Daß übrigens Bodenkohlensäure kaum in Frage kommt, lehrt außerdem der einfache Versuch, daß in kohlensäurefreier Luft kultivierte Pflanzen zugrunde gehen, auch wenn ihnen im Boden reichlich karbonathaltige Körper zur Verfügung stehen.

Damit stimmen auch die vielen Versuche überein, die die Abhängigkeit der Assimilation von der Konzentration der dargebotenen Kohlensäure untersucht haben. Dieselben haben ergeben, daß unter sonst konstanten Bedingungen durch eine Steigerung der Konzentration der Kohlensäure die assimilatorische Leistung eine beträchtliche Erhöhung erfährt. Bei der normalen Kohlensäurespannung der Luft (0,03 Vol.-Proz.) wird die optimale Ausnutzungsmöglichkeit nicht erreicht, ein Ergebnis, das auch für die Praxis von erheblicher Bedeutung ist. Brown und Escombe sowie Blackman und Smith konnten feststellen, daß wenigstens bis zu einer gewissen Grenze mit steigender Kohlensäurekonzentration die Assimilationsgröße eine proportionale Zunahme erfährt, die aber bei höherer Konzentration plötzlich an irgendeiner Stelle abbricht und darüber nicht weiter gesteigert werden kann, so daß von hier ab die Assimilationskurve einen völlig parallelen Verlauf nimmt. Auch Warburg fand bei seinen *Chlorella*-Versuchen, daß bis zu einer etwa 10fachen Steigerung der Kohlensäurekonzentration die Assimilation proportional dem Kohlensäuregehalt des Wassers ansteigt, daß sie bei weiterer Erhöhung immer kleiner und kleiner wird, um ebenfalls schließlich der Abszissenachse parallel zu verlaufen (vergleiche hierzu die prinzipiell ähnliche Beleuchtungskurve Abb. 190, S. 228). Nach Blackman kommt der schließliche parallele Verlauf der Assimilationskurve durch einen begrenzenden äußeren Faktor, und zwar das Licht, zustande, während Warburg auch einen begrenzenden Faktor annimmt, ihn aber ins Innere der Zelle verlegt.

d) Die Assimilate.

Wie schon eingangs erwähnt, verläuft der Vorgang der Kohlensäureassimilation nach folgender Gleichung:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2.$$

Allerdings hat man früher meist angenommen, daß nicht Glukose, sondern Stärke das erste Assimilationsprodukt darstellt, so daß dann die Formel lauten würde:

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = C_6H_{10}O_5 + 6\,O_2.$$

Da in beiden Fällen der Assimilationsquotient gleich 1 ist, so würden beide Formeln mit den gasanalytischen Resultaten übereinstimmen.

An dieser Stelle soll auf den Verlauf des Vorgangs im einzelnen noch nicht eingegangen und nur die Frage nach dem ersten Assimilationsprodukt behandelt werden. Sachs hatte zunächst mit seiner oben geschilderten Methode Stärke als erstes Assimilationsprodukt nachgewiesen. Die Stärkemenge, die in gleicher Zeit pro Blattflächeneinheit gebildet wird, wurde weiterhin in verschiedenen Pflanzen sehr verschieden gefunden, innerhalb der Familien jedoch ziemlich gleich. Es zeigte sich, daß bei manchen Familien reichlich, bei anderen wenig und wieder anderen (Orchidaceen, Liliaceen) überhaupt keine Stärke auftritt. Da jedoch auch in den letzteren Fällen der Assimilationsquotient annähernd derselbe ist, so mußte hier ein anderes, lösliches Kohlehydrat als Assimilationsprodukt angenommen werden. Diese und andere Erfahrungen und Überlegungen haben dazu geführt, lösliche Kohlehydrate in Form von Zucker in den letzteren Fällen als erstes Assimilationsprodukt anzunehmen, und man unterschied

mit Schimper Pflanzen mit „Stärkeblättern“ und solche mit „Zuckerblättern“. Ja, Schimper konnte Pflanzen mit „Zuckerblättern“, wie z. B. die normalerweise stärkefreie *Iris germanica*, in 20-proz. Zuckerlösung zur Stärkebildung bringen. Da andererseits auch künstlich in Kulturen im Dunkeln stärkefrei gezogene Pflanzen im Dunkeln in Zuckerlösung Stärke zu bilden vermögen (Böhm, A. Meyer, Klebs u. a.), so ergab sich daraus, daß die Stärkebildung unmittelbar mit der Photosynthese überhaupt nichts zu tun hat, sondern ganz allgemein lösliche Kohlehydrate als erstes Assimilationsprodukt auftreten. Auch die späteren quantitativen Versuche von Brown und Morris mit der Blatthälftenmethode von Sachs ergaben das Resultat, daß von den gebildeten Assimilationsprodukten nur ein geringer Teil Stärke, alles übrige Zucker war. Auch dort, wo Stärke als erstes nachweisbares Assimilat auftritt, wird sie aller Wahrscheinlichkeit nach erst sekundär aus Hexosen gebildet, deren Kondensation sich aber so rasch abspielt, daß sie chemisch nicht nachgewiesen werden können.

e) Temperatur.

Außer der Kohlenhäurekonzentration und der Bestrahlungsintensität (s. unten) hängt der Assimilationsvorgang noch in hohem Maße von der Temperatur ab. Diese Feststellung ist neuen Datums; es war verhältnismäßig schwer, bei den Temperaturversuchen die verschiedenartigen Fehlerquellen auszuschalten. Dieselben sind vornehmlich zweierlei Art, indem einmal von der Assimilation nicht die Atmung getrennt werden kann, letztere aber von der Temperatur in anderer Weise abhängig ist als die Assimilation, andererseits höhere Temperaturen, besonders bei höheren Pflanzen (also Blättern) leicht Schädigungen hervorrufen. Doch haben Blackman und seine Mitarbeiter, vor allem Matthei, schon die Abhängigkeit von der Temperatur in exakter Weise nachgewiesen, indem sie zeigten, daß bis zu einer Temperatur von etwa 37,5° die Assimilation mit der Temperatursteigerung steigt, um dann bei höheren Temperaturen rasch abzufallen (Abb. 189). Die Versuche ergaben aber weiterhin, daß hier noch ein Zeitfaktor im Spiele ist, indem bei längerer Ausdehnung der Wärmeversuche das Optimum der Wirkung bei immer niedereren Temperaturen eintritt. Blackman hat diesen Rückgang des Temperaturoptimums durch einen in der Zeit der Assimilation entgegenwirkenden Prozeß, eine Inaktivierung des Chloroplasten, die mit höherer Temperatur immer stärker werde, zu erklären versucht. Doch dürfte es sich nach den Warburgschen Versuchen an der für die Einwirkung der Temperatur viel günstigeren Alge *Chlorella* wohl nur um eine einfache Schädigung der Blätter durch höhere Temperatur handeln. Dagegen hat Blackman schon richtig erkannt, daß bei stärkerer Beleuchtung — denn nur bei ihr gelten die oben beschriebenen Beziehungen zwischen Temperatur und Assimilation — die Temperaturkurve zwischen 0° und

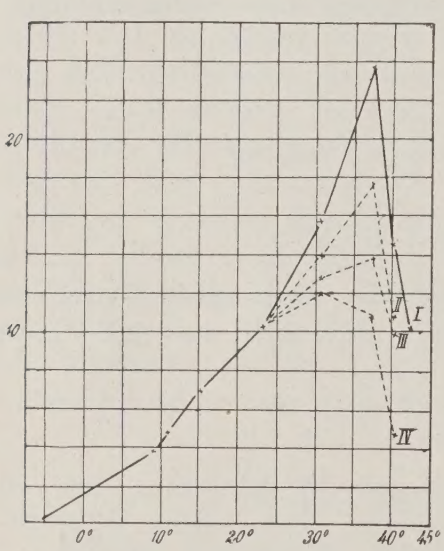


Abb. 189. Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Nach Matthei.

37° der Vant'Hoffschen Regel folgt und dadurch auf einen chemischen Prozeß bei der Kohlensäureassimilation geschlossen. Bei schwacher Beleuchtung fehlt die Beziehung zwischen Temperatur und Assimilation und ruft so keinerlei Wirkung hervor und die Kurve läuft parallel der Abszisse.

f) Licht.

Wir haben bereits gesehen, daß die Assimilation der Kohlensäure vom Licht abhängig ist. Das Sonnenlicht besteht aber aus einer Anzahl von Strahlen verschiedener Wellenlänge (Farbe) und man hat daher schon seit langer Zeit die Frage geprüft und zu lösen gesucht, ob die einzelnen Strahlenbezirke gleichmäßig oder verschieden auf die Assimilation einwirken. Die erhaltenen Resultate der älteren Untersuchungen bis in die neueste Zeit hinein sind zum Teil sehr widersprechend und haben zu keiner einheitlichen Lösung des Problems geführt. Während einzelne Forscher, wie Reincke in älterer, Ursprung in neuerer Zeit nur eine Optimumkurve in der blauen Hälfte des Spektrums fanden, stellte Engelmann, dessen Angaben in neuerer Zeit von Kniep und Minder durch exaktere Versuche bestätigt wurden, ein zweites Ansteigen der Assimilation in der Nähe der Fraunhoferschen Linie F fest. Engelmann hatte aus seinen Versuchen auf einen Zusammenhang zwischen Assimilation und Absorption geschlossen, indem er annahm, daß die Maxima der Assimilation mit den Maxima der Absorption, also den bekannten Absorptionsbändern des Chlorophyllspektrums zusammenfielen.

Alle diese Resultate früherer Forscher können aber, wie Warburg gezeigt hat, zu vergleichenden Schlüssen nicht herangezogen werden, da die verschiedenen Forscher vielfach ganz verschiedene Dinge gemessen und bei ihren Versuchen eine Reihe von Fehlerquellen außer acht gelassen haben. Warburg zeigte, daß man vergleichende Maße für die Energieumsätze in verschiedenen Spektralbezirken nur dann gewinnen kann, wenn einmal die vergleichenden Lichtintensitäten der verschiedenen Spektralgebiete gleich waren, eine Vorbedingung, die die früheren Forscher, mit Ausnahme von Kniep und Minder sowie Ursprung, nicht erfüllt hatten, und wenn andererseits die Verschiedenheit der Absorption in den einzelnen Strahlenbündeln dadurch ausgeschaltet war, daß man in jedem Spektralbezirk mit völliger Absorption arbeitete, eine Bedingung, die von keinem der früheren Untersucher erfüllt worden war. Selbstverständlich müssen auch die einzeln untersuchten Spektralbezirke möglichst rein sein, und als weitere Bedingung ist erforderlich, daß der Vorgang nur bei niederen Intensitäten gemessen wird. Auf die äußerst genaue Methodik, mit der Warburg all diesen verschiedenen Forderungen gerecht geworden ist. können wir hier nicht eingehen und wenden uns gleich seinen wichtigen Resultaten zu.

Er untersuchte drei resp. vier Spektralbezirke, einen roten von der Wellenlänge $\lambda = 660$, einen gelben $\lambda = 578$, einen grünen $\lambda = 546$ und einen blauen $\lambda = 436$. Die von einer Kalorie absorbierter Strahlung hervorgebrachte chemische Wirkung, die mit Warburg als φ bezeichnet wird, hängt dabei von der Intensität der angewandten Strahlung ab; sie wird mit wachsender Intensität kleiner und nähert sich mit sinkender Intensität einem Grenzwert $\varphi 0$, der als die Ausbeute

bei der Kohlensäureassimilation bezeichnet wird. Die Versuche ergeben nun folgende Mittelwerte für $\varphi 0$:

Wellenlänge $\mu\mu$	$\varphi 0 \left[\frac{cm}{cal}\right]$
660 (Rot)	117
578 (Gelb)	106
546 (Grün)	88
436 (Blau)	67

Daraus ergibt sich, daß die Ausbeute bei der Kohlensäureassimilation mit abnehmender Wellenlänge in der Richtung von rot nach blau abnimmt. „Irgendeine Beziehung zu den Absorptionsbanden ist nicht zu erkennen, die Ausbeute im Rot, einem Gebiet starker Absorption, ist größer als in Grün, einem Gebiet sehr schwacher Absorption, und im Grün größer als im Blau, dem Gebiet stärkster Absorption.“

Warburg bringt diese Resultate nun in Beziehung zur Quantentheorie, nach der gemäß dem photochemischen Äquivalenzgesetz von Einstein eine Abnahme der photochemischen Ausbeute mit abnehmender Wellenlänge besteht. Er führt diese Beziehungen durch den Ansatz herbei, daß die Zahl der zerlegten Kohlensäuremoleküle proportional sei der Zahl der absorbierten Quanten und daß jedes absorbierte Quantum dieselbe chemische Wirkung hervorbringe. Die auf dieser Grundlage durchgeführte Rechnung ergab, daß in Rot und Gelb etwa vier Quanten, in Blau etwa fünf Quanten zur Zerlegung eines Kohlensäuremoleküls erforderlich waren. „Ob nun die Reduktion eines Kohlensäuremoleküls durch weniger als vier Quanten nicht möglich ist oder ob man bei Verbesserung der Züchtungsmethoden auf noch höhere Ausbeuten kommen wird, ist eine Frage, die künftigen Untersuchungen überlassen ist.“

Im Anschluß an die Wirkung der verschiedenen Strahlen sei hier noch auf einige biologische Betrachtungen hingewiesen, die vor allem Engelmann über den Zusammenhang zwischen Assimilation und Absorption der Strahlen im Hinblick auf die nichtgrünen Algen geäußert hat. Es ist bekannt, daß das Wasser die langwelligen roten Strahlen stärker absorbiert als die kurzwelligen blauen und daß daher in tieferen Meeresschichten immer mehr die letzteren überwiegen. Damit bringt man die Erscheinung zusammen, daß die grünen Algen mehr an der Oberfläche, die roten und braunen dagegen sich mehr in der Tiefe finden, indem man annimmt, daß die Chromatophorenfarbe der Meeresalgen an die umgebende herrschende Farbe sich angepaßt und die Komplementärfarbe derselben angenommen hätten, um dieses Licht besser absorbieren und ausnützen zu können. In der Tat zeigen ja auch die roten Chromatophoren der Florideen die stärkste Absorption und entsprechende Assimilation im grünen Licht. Wenn auch der Grundgedanke, von dem Engelmann ausgegangen ist, nach den oben berichteten Resultaten Warburgs nicht zutreffend ist, so liegt doch hier ein interessantes biologisches Problem vor, dessen weitere Aufklärung wünschenswert wäre.

Im Zusammenhang damit steht auch die Frage der sogenannten chromatischen Adaptation. Gaidukow hatte im Anschluß an Engelmann die Anpassung der Cyanophyceen an verschiedenfarbiges

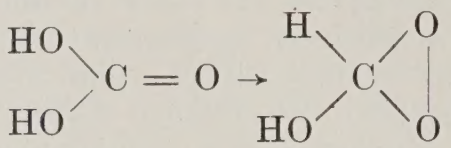
Licht untersucht und gefunden, daß ein bestimmter Einfluß der farbigen Umgebung auf die Farbe der Cyanophyceen besteht, indem sie bei längerer Einwirkung einer bestimmten Farbe einen zu der betreffenden Farbe komplementären Farbton annehmen. Diese Angaben, die vielfach bestritten und abgelehnt worden sind, besonders nachdem sich einige Fehlerquellen, wie z. B. die Veränderung der Farbe der Algen durch Altern der Kultur infolge N-Mangel, haben nachweisen lassen, ist neuerdings von Boresch und Harder in der Tat für einige Formen bestätigt worden. *Phormidium laminosum* wird in rotem Licht blaugrün, in grünem aber violett-rötlich, und zwar wird das durch die Zunahme des Phycocyans, des blauen Farbstoffes der Blaualgen, in rotem Licht, durch Zunahme des Schizophycoerythrins, eines Rosafarbstoffes der Blaualgen, in grünem Licht bewirkt, während der Gehalt an Karotinoiden und Chlorophyll gleich bleibt. Eine exakte Untersuchung der Wirkung der verschiedenen Strahlenbezirke des Spektrums bei den verschieden gefärbten Cyanophyceenmodifikationen mit den exakten Warburgschen Methoden wäre sehr erwünscht. Harder hat zwar solche Versuche ausgeführt und ist zu dem Resultat gekommen, daß in rotem Licht gezüchtete Algen das rote Licht besser ausnutzen als Kulturen derselben Art, die im weißen Lichte gezogen sind. Er hat auch bei seinen vergleichenden Versuchen die Intensität der Strahlung in genügender Weise berücksichtigt, nicht jedoch aber den Unterschied in der Absorption, der ja auch eine wichtige Rolle spielt.

g) Verlauf und Theorie der Kohlensäureassimilation.

Die eingangs angeführte Formel der Kohlensäureassimilation stellt natürlich nur ein grobes Schema der sich dabei abspielenden Vorgänge dar. Von den einzelnen chemischen und energetischen Umsätzen, die dabei in den Chloroplasten stattfinden, wissen wir zurzeit noch recht wenig, trotzdem in neuerer Zeit ernsthafte Versuche vorliegen, dieses Dunkel aufzuhellen, und fraglos gewisse Bahnen betreten sind, die bei weiterer Forschung auch dazu führen können. Im großen und ganzen sind wir aber zurzeit immer noch auf Hypothesen auf diesem schwierigen Gebiete angewiesen.

In chemischer Hinsicht erfreut sich der größten Anerkennung die 1870 zuerst von Bayer ausgesprochene Formaldehydhypothese, wonach als Ausgangspunkt der Zuckersynthese zunächst Formaldehyd sich bilden solle, das sich dann sekundär zu Zucker kondensiere. Da in der neueren Chemie mehrfach Fälle bekannt geworden sind, in denen Aldehydmoleküle verhältnismäßig leicht zu Zucker kondensiert werden können, so kann dieses letzte Glied der Bayerschen Hypothese als sehr wahrscheinlich angenommen werden. Die Kondensation würde auch ohne Einwirkung des Lichtes vor sich gehen. Gegen das erste Glied der Bayerschen Hypothese hat man den Grund angeführt, daß das Formaldehyd giftig sei. Doch wird offenbar die Giftigkeit zu hoch angenommen. Auch war es bisher nicht möglich, das Formaldehyd in der Zelle chemisch nachzuweisen, ein Umstand, der aber auch nicht gegen die Theorie angeführt werden kann, da der Umsatz so rasch vor sich gehen mag, daß eine erhebliche Anreicherung nicht zustande kommen kann, wodurch übrigens auch das Ausbleiben der Giftwirkung ohne weiteres erklärt wäre. Auf der anderen Seite hat man vielfach den wohl zuerst von W. Loeb erbrachten Nachweis, daß unter dem Einfluß stiller elektrischer Entladung CO_2 zu Formaldehyd reduziert

werde, als Beweis für die Formaldehydhypothese angesprochen, unseres Erachtens zu Unrecht, da der einfache Nachweis der Möglichkeit dieser Synthese uns nicht der Pflicht enthebt, ihr tatsächliches Vorkommen in der lebenden Zelle nachzuweisen. In neuerer Zeit hat sich auch Willstätter für die Formaldehydhypothese ausgesprochen und sie noch weiter im einzelnen auszubauen versucht. Er nimmt an, daß zunächst eine isomere Peroxydverbindung (Ameisenperoxyd) entstehe.



(Kohlensäure) (Ameisenperoxyd)

Die Abspaltung des Peroxydsauerstoffes würde dann Formaldehyd liefern.

So wahrshceinlich das Auftreten einer Peroxydverbindung bei dem Vorgang der Kohlensäureassimilation auch ist (s. unten), so muß doch zugegeben werden, daß exakte Nachweise über die chemischen Umsätze bei der Kohlensäureassimilation zurzeit noch nicht vorliegen. Dagegen ist es Warburg gelungen, in dem ganzen Prozeß der Kohlensäureassimilation zwei getrennte Etappen aufzuzeigen und zugleich nachzuweisen, daß hierbei ein rein chemischer und ein photochemischer Prozeß getrennt nebeneinander herlaufen, Entdeckungen, die zu der Hoffnung berechtigen, daß sie in weiterem Verfolg doch eventuell zur Aufklärung dieses fundamentalen Prozesses führen werden. Wir haben schon gehört, daß die Kohlensäureassimilation von der Konzentration der Kohlensäure abhängig ist, daß dieselbe aber eine gewisse maximale Grenze erreicht. Dasselbe gilt auch für die Intensität der Bestrahlung. Auch mit ihr steigt die Größe der Kohlensäurezerlegung bis zu einem gewissen Wert, der außerdem von der betreffenden Zellart abhängig ist. Die beigegebene Kurve (Abb. 190) zeigt die graphische Darstellung der Wirkung der Bestrahlung in ihrer Abhängigkeit von der Intensität der Bestrahlung. Die Abszissen bedeuten die Intensität der Bestrahlung, die Ordinaten die Wirkung in willkürlichen Einheiten bei Überschuß von Kohlensäure. Die Kurve steigt zunächst geradlinig an, krümmt sich dann zur Abszissenachse und verläuft schließlich parallel zu ihr. Man kann zwei besonders wichtige Gebiete unterscheiden: das erste bis zum Punkte A, in dem die Wirkung der Intensität nahezu proportional ist, das zweite von dem Punkte B an aufwärts, indem die Wirkung nahezu unabhängig ist von der Intensität. Warburg unterscheidet die beiden Gebiete als solche niederer und hoher Intensität.

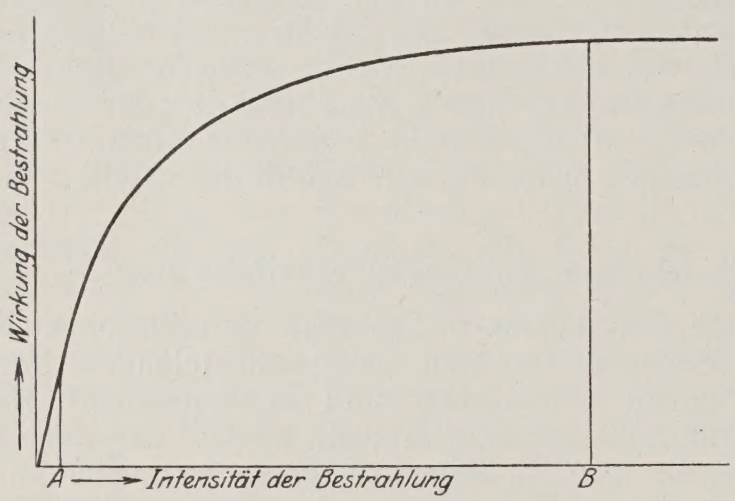


Abb. 190. Wirkung der Intensität der Bestrahlung auf die Assimilation von *Chlorella*. Nach Warburg, 1921.

Nun hatte schon Blackman in den oben erwähnten Versuchen den exakten Nachweis erbracht, daß die Assimilation bei hoher Intensität der Bestrahlung mit steigender Temperatur steigt, und zwar bewirkt eine Erwärmung um 10° (zwischen 15° und 25°) im allgemeinen eine Verdoppelung der Geschwindigkeit. Hier bestimmt also eine chemische Reaktion das Tempo der Assimilation, und diese chemische Reaktion nennt Warburg zu Ehren von Blackman, der die ersten genaueren Temperaturversuche ausgeführt hat, die Blackmansche Reaktion. Bei niederer Bestrahlungsintensität zeigt sich jedoch nicht diese Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur, hier überwiegt also ein nichtchemischer Vorgang, offenbar der photochemische Prozeß.

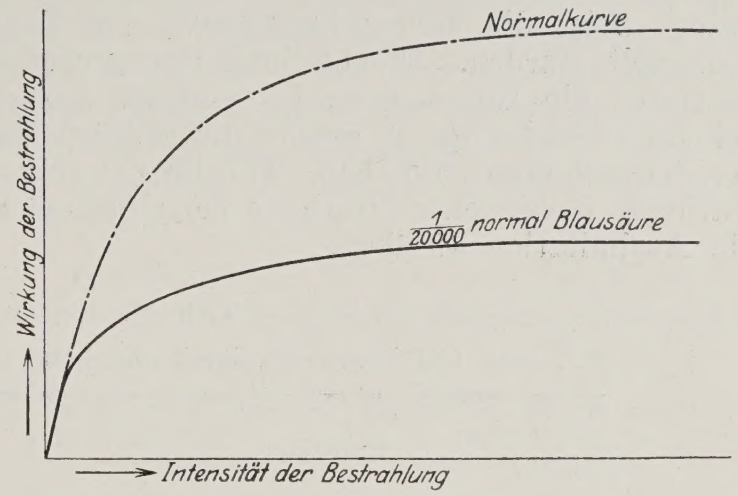


Abb. 191. Hemmung der Assimilation durch Blausäure. Nach Warburg, 1921.

Daß dem so ist, daß hier zwei getrennte Vorgänge sich abspielen, der eigentlich photochemische und ein rein chemischer, ergab sich in besonders klarer Weise aus dem verschiedenen Verhalten der beiden Reaktionen, wenn man sie mit indifferenten Narkoticis einerseits, mit Blausäure andererseits hemmt. Bringt man die Grünalge *Chlorella* in $^1/_{20\,000}$ normale Blausäurelösung und nimmt bei Überschuß von Kohlensäure eine Bestrahlungskurve auf, so findet man in den Bereichen niedriger Intensität keinerlei Abweichung von der Normalkurve. Steigt die Intensität so erscheint eine Hemmung der Assimilation, die bei hoher Intensität ungefähr 50 % der normalen beträgt (Abb. 191). Der rein chemische Vorgang, die Blackmansche Reaktion, wird also durch Blausäure gehemmt, der bei niederer Intensität sich abspielende dabei aber nicht. Nun hat Warburg schon in anderen Versuchen, die wir später bei der Atmung noch eingehender kennen lernen werden, gezeigt, daß die Blausäure auf die Zelle nicht als indifferentes Narkotikum wirkt, sondern durch Umsetzung mit einem Schwermetall. Die in Frage kommenden Schwermetallsmengen, die sich zu einem Millionstel Mol. pro Gramm Zellsubstanz berechnen lassen, finden sich in dem Protoplasma der Zelle in Form von Eisen. Warburg schließt daher,

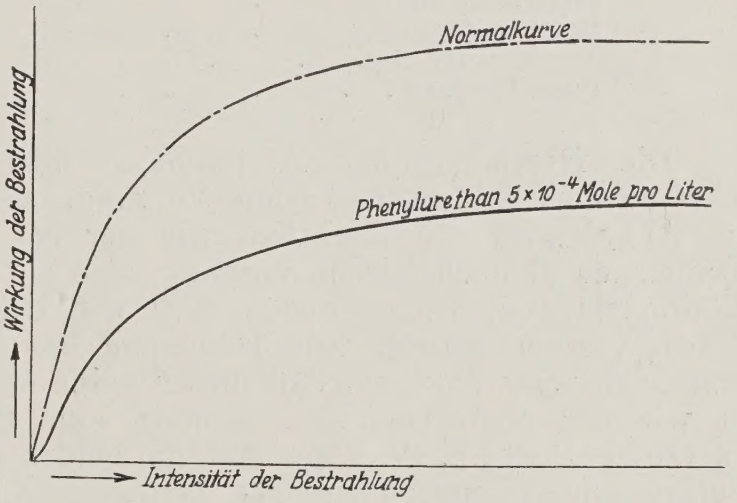


Abb. 192. Hemmung der Assimilation durch Phenylurethan. Nach Warburg, 1921.

daß höchstwahrscheinlich das in der Blackmanschen Reaktion wirksame Schwermetall das Eisen ist.

Ganz anders wie die Blausäure nun wirken chemisch indifferente Stoffe auf die Assimilation. Sie hemmen bei hoher wie niedriger Intensität der Bestrahlung gleich, und zwar hängt ihre Wirkung nicht von der chemischen Beschaffenheit des betreffenden Narkotikum, sondern einzig und allein von seiner Adsorbierbarkeit an den festen Zellbestandteilen ab. Abb. 192 zeigt einen solchen Versuch mit Phenylurethan, die gestrichelte Linie ist die Bestrahlungskurve normaler Zellen, die ausgezogene ist die Bestrahlungskurve von Zellen, die mit Phenylurethan behandelt wurden. Ersetzt man Phenylurethan durch andere Urethane, so treten die Hemmungen bei anderen Konzentrationen auf, und zwar bei um so kleineren, je größer die Adsorptionskonstanten der betreffenden Körper sind. Folgende Tabelle (I) zeigt die verschiedene Konzentration verschiedener Urethane bei gleichem Hemmungsgrad, die sie auf die Assimilation ausüben.

Tabelle I.

25°, hohe CO_2-Konzentrationen und hohe Bestrahlungsintensität.

Substanz	C Millimole pro Liter
Methylurethan	400
Äthylurethan	220
Propylurethan	50
Butylurethan (iso)	17
Amylurethan (iso)	12
Phenylurethan	0,5

Die Hemmung der Assimilation durch indifferente Narkotika führt zu dem Schluß, daß beide Vorgänge, der rein chemische Vorgang, die Blackmansche Reaktion, wie der bei niederer Bestrahlung sich abspielende photochemische Vorgang, sich an den Oberflächen der festen Chloroplastenteilchen abspielen, daß wir mithin Oberflächenkatalysen vor uns haben. Die Hemmung des letzteren Vorganges durch Blausäure zeigt dagegen, daß dieser keine einfache Oberflächenkatalyse ist wie der photochemische, sondern eine Schwermetallkatalyse an Oberflächen. Welcher Art die beiden durch die Warburgschen Untersuchungen nachgewiesenen Teilprozesse im einzelnen sind, entzieht sich zurzeit unserer Kenntnis. Doch liegen wenigstens für die Blackmansche Reaktion Versuche von Warburg und Ujesugi vor, die eine Beziehung der Blackmanschen Reaktion zur Spaltung der Peroxydverbindung im Sinne der Willstätter-Bayerschen Hypothese wahrscheinlich machen.

Warburg nahm ursprünglich an, die Blackmansche Reaktion sei eine „vorbereitende" Reaktion, die der Wirkung des Lichtes vorausgehe; bei ihr bilde sich ein photochemischer Akzeptor, ein photochemisch angreifbares Derivat der Kohlensäure. Eine zweite Möglichkeit der Bedeutung der Blackmanschen Reaktion wäre die, daß sie eine „fortführende" Reaktion sei, die auf die Wirkung des Lichtes folgt, indem sie im Sinne der Willstätterschen Aldehydhypothese die Spaltung des Ameisensäureperoxyds in Aldehyd und Sauerstoff bewirke. In weiteren Versuchen von Warburg hat sich nun seine eigene

Theorie nicht bewährt, und er hat sie aufgegeben. Dagegen hat er für die Richtigkeit der Willstätterschen Theorie wichtige Belege beigebracht.

Ist nämlich letztere richtig, so war anzunehmen, daß Peroxyde, in die lebende Zelle eingeführt, gespalten werden und daß diese Spaltung sich ähnlich verhält wie die Blackmansche Reaktion. Die Versuche bestätigten die Voraussetzung. Während die Knopsche Lösung zugefügtes Wasserstoffperoxyd nicht merklich zersetzt, wird Wasserstoffperoxyd im Dunkeln in Wasserstoff und Sauerstoff gespalten, wenn man Chlorellen der Lösung zusetzt. Diese Spaltung des Wasserstoffperoxyds durch die Algen wird nun in ähnlicher Weise wie die Blackmansche Reaktion durch Blausäure gehemmt, indem die Hemmung etwa bei einer Blausäurekonzentration von $^1/_{200\,000}$ Mol. beginnt und bei einer Blausäurekonzentration von $^1/_{2000}$ Mol. beinahe vollständig ist (siehe Tabelle II).

Tabelle II.

Konzentration der Blausäure	1	2
	Hemmung der Blackmanschen Reaktion	Hemmung des Wasserstoffperoxydzerfalls
n/200 000	20 %	32 %
n/10 000	55 „	83 „
n/1000	95 „	93 „

Der Vergleich mit der Hemmung der Blackmanschen Reaktion durch Blausäure ohne Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd zeigt die weitgehende Übereinstimmung im Verhalten der beiden Vorgänge der Peroxydspaltung im Dunkeln und der Sauerstoffentwicklung bei Bestrahlung gegenüber Blausäure. Und ganz übereinstimmend ist auch die Wirkung indifferenter Narkotika auf den Zerfall des Wasserstoffperoxyds und die Assimilation der Kohlensäure, wie die folgende Tabelle III zeigt. Auch aus dieser Tabelle erkennt man die weitgehende Übereinstimmung in dem Verhalten der Peroxydspaltung und der Blackmanschen Reaktion gegenüber den geprüften Narkoticis.

Tabelle III.

Narkotikum	1	2
	Hemmung der Blackmanschen Reaktion um 50 % durch Millimol pro Liter	Hemmung des H_2O_2-Zerfalls um 50 % durch Millimol pro Liter
Methylurethan . . .	660	440
Äthylurethan	225	135
Propylurethan (iso) . .	73	80
Butylurethan (iso) . .	26	27
Amylurethan	12	weniger als 9
Phenylurethan . . .	0,5	„ „ 1,5

Beide Tabellen (II, III) sprechen durchaus zugunsten von Willstätters Theorie. Allerdings ist die Übereinstimmung in dem Verhalten der Peroxydspaltung keine vollkommene. Aber eine solche ist auch nicht zu erwarten, selbst wenn der Katalysator beider Vorgänge identisch ist.

Denn das hypothetische Willstättersche Peroxyd ist nicht Wasserstoffperoxyd, das Substrat also in beiden Fällen jedenfalls verschieden. Da Wasserstoffperoxyd auch in vitro durch Zugabe von Eisen gespalten wird, in der lebenden Zelle für die Assimilation aber eine bestimmte Menge von Eisen notwendig ist und die Blackmansche Reaktion durch Warburg als Schwermetallkatalyse nachgewiesen ist, so erklärt sich in diesem Zusammenhang auch die Rolle des Eisens bei dem Assimilationsvorgang, speziell der Blackmanschen Reaktion.

Über die Einzelheiten und die Bedeutung der photochemischen Reaktion wissen wir dagegen zurzeit nichts. Das Einzige, was sich auf Grund der Ergebnisse der Blackmanschen Reaktion nun sagen läßt, ist das, daß bei der photochemischen Reaktion der Kohlensäure wahrscheinlich Ameisenperoxyd entsteht.

h) Ausbeute.

Man hat schon früh und vielfach die theoretisch wie praktisch wichtige Frage untersucht, wieviel strahlende Energie bei dem Vorgang der Assimilation in nutzbare chemische Energie umgewandelt wird. Aus der in der Zeiteinheit gebildeten Menge von Kohlehydraten pro Blattflächeneinheit, aus der Bildungswärme dieser Kohlehydrate, sowie aus der in der Zeiteinheit auf die Flächeneinheit entfallende Energiemenge hat man diese Ausnutzungswerte der Assimilation mehrfach berechnet. Bequerel sowie Brown und Escombe, die derartige Bestimmungen und Besprechungen durchgeführt haben, kamen zu dem Resultat, daß von dem auffallenden Licht kaum mehr als 1,5 % ausgenutzt wird, oft viel weniger.

Warburg und Negelein untersuchten nun, welcher Bruchteil der absorbierten Strahlungsenergie überhaupt im Versuche bei der Assimilation in chemische Energie umgewandelt werden kann. Die Ausbeute, d. i. der Quotient $\frac{U}{E} = \frac{\text{chemische Arbeit}}{\text{absorbierte Strahlungsenergie}}$ sinkt mit steigender Lichtintensität und nähert sich einem Grenzwert. Diesen Grenzwert haben die erwähnten Forscher bestimmt, und zwar wiederum an Versuchen mit der Alge *Chlorella*. Benutzt wurden chlorophyllreiche Schattenkulturen bei einer Temperatur von 10°, einer Bestrahlung von $^1/_{1000}$ Sonnenlicht im Kohlensäureüberschuß. Die Versuche ergaben bei bolometrischer Messung der verwendeten Bestrahlung im Durchschnitt etwa 70 % Ausbeute, während der höchste bisher gemessene Wert von Brown und Escombe nur 6 % beträgt.

Die erhaltenen Werte schwankten innerhalb ziemlich weiter Grenzen; es zeigte sich, daß die Ausbeute wesentlich von den inneren Bedingungen der verwendeten Algenkulturen abhängig ist, bei starkem Licht gezüchtete Algen zeigen eine erheblich geringere Ausbeute als bei niedriger Lichtstärke gezüchtete. Die Energie, die 1 Mol. Chlorophyll bei der Absorption von gelbem Natriumlicht aufnimmt, beträgt etwa 49000 Kal. „Um 1 Mol. Kohlensäure zu reduzieren, ist also eine Energie von 112300 Kal. erforderlich, woraus folgt, daß ein Kohlensäuremolekül mit mindestens drei Farbstoffmolekülen in Wechselwirkung treten muß.“ Der größere Teil der absorbierten Strahlungsenergie wird von dem Kohlensäuremolekül aufgenommen und in ihm zur Leistung chemischer Arbeit benutzt. „Für Zwischenreaktionen von erheblicher Wärmetönung ist hier kein Raum.“

Auch diese Ergebnisse stehen mit der Willstätterschen Formaldehydhypothese in bestem Einklang. Die chemische Arbeit wird bei dem ersten Teilvorgang der Entstehung des Ameisenperoxyds geleistet, bei dem innerhalb des Kohlensäuremoleküls eine Umlagerung von Atomverbindungen erfolgt.

3. Kohlensäureassimilation ohne Licht und Chlorophyll. Chemosynthese.

Die grünen Pflanzen sind nicht die einzigen Organismen, die imstande sind, Kohlenstoff und Stickstoff zu assimilieren und aus ihnen die plasmatischen Bestandteile synthetisch aufzubauen. Unter den Bakterien gibt es einige kleine Gruppen, die ebenfalls zu einem solch rein autotrophen Baustoffwechsel befähigt sind, wobei sie die Energie nicht wie jene aus der Absorption der Sonnenstrahlen entnehmen, sondern aus der Oxydation von Mineralsubstanzen. Es sind dies: 1. die Nitrifikationsbakterien, 2. gewisse Schwefelbakterien, 3. Eisenbakterien, 4. wasserstoffoxydierende Bakterien.

Beginnen wir mit der wichtigsten Gruppe: den **Nitrifikationsbakterien**, deren Tätigkeit für die Erschließung der Stickstoffquellen des Erdbodens von großer Bedeutung ist. Sie oxydieren nämlich das in der Natur entstehende Ammoniak bis zur Salpetersäure. Nachdem früher schon Schlössing und Muntz auf die Rolle von Mikroorganismen aus diesem Oxydationsvorgang geschlossen haben, hat dann Winogradsky in einer klassischen Arbeit die Rolle der von ihm entdeckten Bakterien aufgeklärt, indem es ihm zuerst gelang, sie in Reinkultur zu züchten. Die Kulturflüssigkeit, in der sich diese Formen entwickeln, hat folgende Zusammensetzung:

Ammoniumsulfat	1 g
Kaliumphosphat	1 „
Basisches Mg-Karbonat . . .	5—10 „
Wasser	1000 „

Weitere Versuche von Winogradsky zeigten nun, daß in diesen Kulturen zwei verschiedene Bakterienarten nebeneinander zur Entwicklung kamen, von denen die eine Art den Ammoniak in Nitrit, die zweite Art die Nitrite in Nitrate oxydiert. Und es gelang denn auch weiterhin, die beiden Sorten zu trennen und genauer in ihrer Morphologie und Physiologie zu untersuchen. Es stellte sich dabei heraus, daß es verschiedene Nitritbildner gibt, von denen die der Alten Welt der Gattung *Nitrosomonas*, und zwar den Arten *Nitrosomonas europaea* und *Nitrosomonas javanensis*, angehören. Es sind ovale, zeitweise bewegliche Bakterien (Abb. 193 u. 194). Die Nitritbakterien Amerikas sind dagegen Kokken, für die das Genus *Nitrosococcus* errichtet wurde, während die Nitratbakterien, als Gattung *Nitrobacter* bezeichnet, dünne Stäbchen darstellen (Abb. 195).

Die Nitrobakterien sind imstande, aus der Kohlensäure der Luft und der Oxydation von Ammoniak resp. Nitrit organische Substanz synthetisch aufzubauen. Es sind also, wie die grünen Pflanzen, autotrophe Organismen. Die zu der Synthese nötige Energie wird hier an Stelle des Lichtes aus der Oxydation des Ammoniaks resp. des Nitrits gewonnen. Wie diese Chemosynthese im einzelnen sich vollzieht, dar-

über geben weder die alten Versuche von Winogradsky noch neuere von Meyerhof angestellte genauere Auskunft, wenn auch letzterer die sich dabei abspielenden Umsätze exakter gemessen und festgestellt hat.

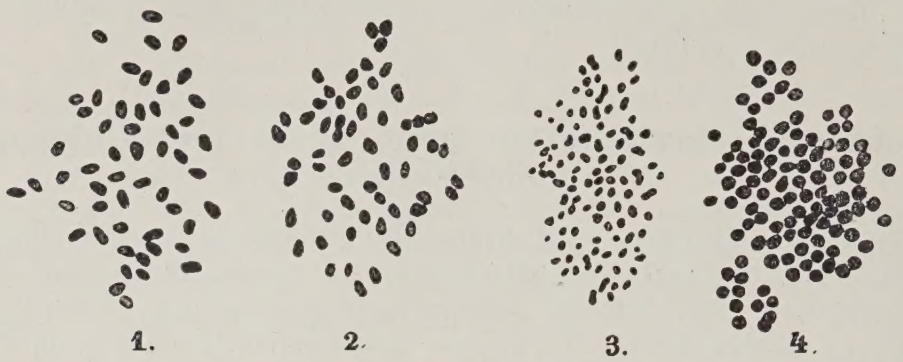


Abb. 193. Nitritbildner aus der Erde. 1 Zürich, 2 Jeunvilliers, 3 Kasan, 4 St. Petersburg. Vergr. 1000. Nach Omeliansky.

Von Interesse ist noch das Verhalten der Nitrifikationsbakterien gegenüber verschiedenen organischen Lösungen, die in verschiedenartiger Weise das Wachstum beeinträchtigen oder direkt hemmen. Folgende Tabelle bringt für die Nitrit- und Nitratbildner nähere Zahlenangaben, in der in der ersten Kolonne die kleinsten, das Wachstum beeinträchtigenden, in der zweiten die völlig hemmenden Konzentrationen mitgeteilt sind.

	Nitritbildner		Nitratbildner	
Glukose	0,025—0,05	0,2	0,05	0,2—0,3
Pepton	0,025	0,2	0,8	1,25
Asparagin	0,025	0,3	0,05	0,5—1,0
Ammoniak	—	—	0,0005	0,015

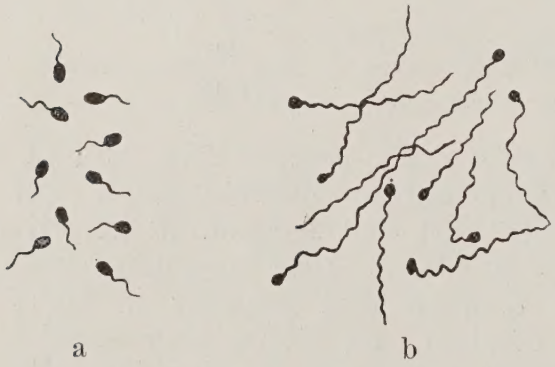


Abb. 194. a *Nitrosomonas europaea.* b *Nitrosomonas javanensis.* Vergr. 1000. Nach Omeliansky.

Abb. 195. *Nitrobacter.* Vergr. 1000. Nach Omeliansky.

Diese Bakterien sind daher nach Omeliansky nicht fähig, organische Stickstoffverbindungen abzubauen und zu verwerten. Erst der mineralisierte Stickstoff (nach Umwandlung zu Ammoniak) kann nitrifiziert werden. Daher ist zur Nitrifikation der organischen Bestandteile außer den beiden Nitrifikationsbakterien noch eine dritte Bakterienart notwendig, die die organischen Stickstoffverbindungen zu Ammoniak zerlegt. Für die Nitratbildner ist aber auch der Ammoniak eine fast völlig giftige Substanz. Die Zersetzung der organischen Stickstoffverbindungen kann natürlich von den verschiedenen Bakterien bewerk-

stelligt werden. Wie Omeliansky zeigte, kann man eine Nitrifikation von Fleischbouillon erreichen mit einer dreigliedrigen Kultur, indem man neben *Nitrosomonas* und *Nitrosobacter* noch *Bacillus ramosus* einimpft. Eine Impfung mit den beiden ersten Bakterienarten hat kein Wachstum und keine Zerlegung der Bouillon zur Folge. Wird nur *Bac. ramosus* und *Nitrosobacter* eingeimpft, so entsteht Ammoniak. Wird dagegen *Bac. ramosus* mit *Nitrosomonas* geimpft, so geht der Prozeß bis zur Bildung salpetrischer Säure, und nur bei der Anwesenheit aller drei Bakterienarten wird die höchste Oxydationsstufe — Salpetersäure erreicht. Die folgende Übersicht illustriert sehr hübsch die hier geschilderten Verhältnisse.

Organischer Stickstoff	NH_3	NO_2	HNO_3	
a + b + c ——————————→				a = *Bac. ramosus*
a + b ——————————→				b = *Nitrosomonas*
a + c ——————→				c = *Nitrobacter*
b + c gar keine Wirkung				

Schwefelbakterien. In Schwefelquellen und in sumpfigen Gewässern findet sich eine Anzahl Bakterien, die durch ihren Gehalt an Schwefeltröpfchen in dem Protoplasma charakterisiert sind. Es sind die Gattungen *Beggiatoa, Thiotrix* sowie einige Purpurbakterien (z. B. *Chromatium Okenii)*, die diese Erscheinung zeigen (Abb. 196). Nachdem schon Hoppe-Seyler den Beweis erbracht hatte, daß die *Beggiatoa* den Schwefel durch Oxydation des Schwefelwasserstoffes gewinnt, hat Winogradsky auch diese Verhältnisse eingehend klargelegt. Wie schon erwähnt, wird zunächst der Schwefelwasserstoff zu Schwefel und Wasser oxydiert:

$$H_2S + O = H_2O + S$$

Der so gebildete Schwefel wird dann im Innern der Bakterien in Form von Schwefeltröpfchen aufgespeichert. Entzieht man den Bakterien den Schwefelwasserstoff aus der Umgebung, so läßt sich feststellen, daß der gespeicherte Schwefel wieder aufgebraucht wird. Die beigefügten Figuren (Abb. 197 a—c) zeigen, wie eine mit Schwefel überladene *Beggiatoa*-Zelle nach 24-stündigem Verweilen in einer H_2S-freien Flüssigkeit die Zahl der Schwefeltröpfchen stark vermindert (b) und nach weiteren 48 Stunden (c) fast ganz aufgebraucht hat. Der Schwefel wird also in dem Innern der Zelle weiter oxydiert bis zur Schwefelsäure und der abgelagerte Schwefel ist nur ein transitorischer Reservestoff.

Winogradsky hat schon auf Grund der Beobachtungen, daß bei Zusatz organischer Nährstoffe die Beggiatoen sich schlechter kultivieren ließen als in reinem Schwefelwasser, vermutet, daß diese Schwefelbakterien autotroph seien. Nachdem sie neuerdings Keil in Reinkultur züchten konnte, ließ sich der Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung erbringen. In rein mineralischen Nährlösungen, die nur Karbonate des Ca oder Mg enthielten, entwickeln sich die Bakterien, wenn in der Luft CO_2, H_2S und O_2 in bestimmten Mengen zur Verfügung stehen. Organische Verbindungen sind zwar nicht wie bei den Nitrifikationsbakterien für das Gedeihen direkt schädlich, sie sind jedoch völlig gleichgültig.

Eisenbakterien. Die Eisenbakterien sind eine Gruppe von Fadenbakterien, deren Zellen von einer braunen Scheide umgeben sind, in der Eisenoxydhydrat abgelagert ist (Abb. 198). Auch für diese Formen hat Winogradsky festgestellt, daß sie Eisenoxydulsalze, die in dem umgebenden Wasser vorhanden sind, aufnehmen, intrazellulär oxydieren

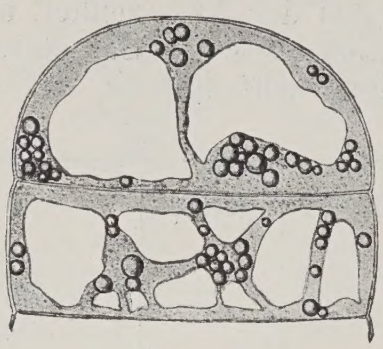


Abb. 196.

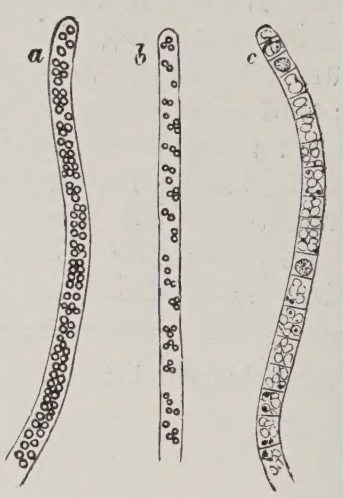


Abb. 197.

Abb. 196. *Beggiatoa mirabilis* Cohn. Optischer Längsschnitt durch die Spitze eines lebenden Fadens mit einer Endzelle und einer Binnenzelle. Im Protoplasma liegen viele Schwefeltropfen. Vergr. 900. Nach Hinze.

Abb. 197. *Beggiatoa alba.* a Endstück eines Fadens: a in einem an H_2S-reichen Nährboden; der Faden ist mit Schwefeltropfen dicht erfüllt; b nach 24stündigem Verweilen in einer von diesem Gase freien Flüssigkeit; es sind nur noch wenige Schwefeltropfen vorhanden. c nach weiteren 48 Stunden; jene sind ganz verschwunden; die Querwände sind nun sichtbar, der Inhalt der einzelnen Glieder hat sich geballt. Vergr. 900. Nach Winogradsky.

und durch diese Oxydation die Energie für ihre Lebensvorgänge gewinnen. Der Prozeß verläuft in folgender Weise:

$$2\,FeCO_3 + 3\,H_2O + O = Fe_2OH_6 + 2\,CO_2$$

Nachdem Molisch, dem die ersten Reinkulturen von Eisenbakterien gelungen waren, gefunden hatte, daß die von ihm gezüchtete *Leptothrix ochracea* ein Saprophyt ist, der direkt organische Substanz zu seinem Gedeihen nötig hat, hat man zwar eine Zeitlang die Auffassung von Winogradsky verlassen, doch hat neuerdings Lieske

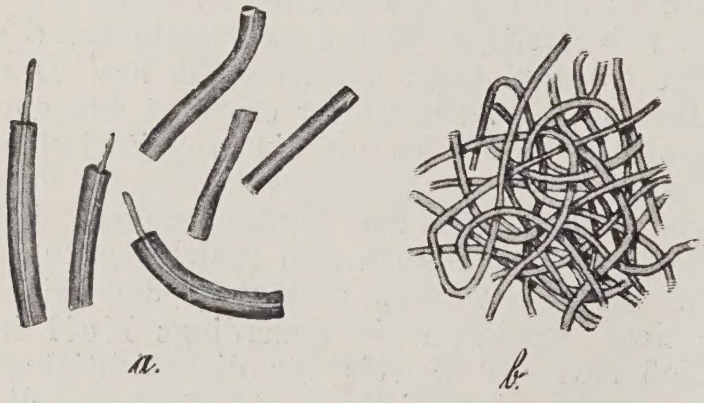


Abb. 198. *Leptothrix ochracea.* Eisenbakterien mit Scheiden, aus denen in a die Gliederketten hervorragen, die demnächst ausschwärmen würden. Darüber entleerte Scheiden. b Ein Knäuel der Eisenbakterien aus einer Rohkultur. Vergr. a 370; b 70. Nach A. Fischer.

für eine andere Form, *Spirophyllum tenue,* an Reinkulturen den Nachweis erbracht, daß einerseits die Oxydation von Eisensalzen lebensnotwendig für diesen Organismus ist und daß er andererseits mit Hilfe der dabei gewonnenen Energie Kohlensäure assimiliert. Dasselbe Resultat hat er später auch in Versuchen mit *Leptothrix* festgestellt. Die

widersprechenden Ergebnisse Molischs erklären sich dadurch, daß *Leptothrix* kein obligat autotropher Organismus ist, sondern auch heterotroph leben kann.

Wasserstoffbakterien. Auch die Fähigkeit, die chemische Energie des freien Wasserstoffes zur Kohlensäureassimilation auszunützen, ist bei Bakterien recht verbreitet. Thermochemisch betrachtet, stellt der Wasserstoff sogar den besten Nährstoff dar, da seine Verbrennungswärme 8mal so groß ist als diejenige der Stärke (Verbrennungswärme von 1 g Stärke 4,1 Kal., von 1 g Wasserstoff dagegen 34,6 Kal.). Diese von Kaserer entdeckten, neuerdings von Ruhland genauer studierten Bakterien sind vorwiegend aërob und sind meist im Gegensatz zu den übrigen autotrophen Bakterien auch zu heterotropher Lebensweise befähigt. Doch hat Nikleski auch zwei Arten reingezüchtet, *Hydrogenomonas nitrea* und *H. flava*, deren Assimilierung durch Beimischung von organischen Substanzen gehemmt wird, die also rein autotroph ist.

Die neuen Versuche von Ruhland haben ergeben, daß bei diesen Prozessen nicht, wie Kaserer ursprünglich angenommen hatte, die Kohlensäure zunächst mit Hilfe des Wasserstoffes hydriert und dieses Hydrierungsprodukt verbrannt wird, sondern daß eine typische direkte Wasserstoffverbrennung, die typische Knallgasreaktion, vorliegt. Die hierbei gewonnene Energie reduziert die Kohlensäure. Der Vorgang verläuft nach folgender Formel:

$$H_2 + O_2 \rightarrow H_2O_2$$
$$H_2O_2 + H_2 \rightarrow 2\,H_2O$$

Daneben konnte noch eine echte Kohlensäure produzierende Atmung nachgewiesen werden. Ferner stellte sich heraus, daß Eisen für die Assimilation unbedingt erforderlich und durch kein anderes Schwermetall ersetzt werden kann. Es muß als Ferrobikarbonat zur Verfügung stehen, und zwar bei autotropher Assimilation in größeren Mengen als bei heterotrophem Leben. Ähnlich wie in der Blackmanschen Reaktion bei der Photosynthese (s. S. 229) handelt es sich auch hier um eine Eisenkatalyse an Oberflächen, wie durch Hemmung des Vorgangs durch Blausäure einerseits, indifferente Narkotika andererseits, hervorgeht.

Außer den vier erwähnten Gruppen von autotrophen Bakterien sind noch Mikroorganismen beschrieben worden, die die Energie durch Oxydation von Kohlenoxyd sich verschaffen, vermutlich nach folgendem Schema:

$$CO + H_2O \rightarrow H_2CO_2 \text{ (Ameisensäure)}$$
$$2\,H_2CO_2 + O_2 \rightarrow 2\,CO_2 + 2\,H_2O$$

Das *Bacterium methanicum* schließlich gewinnt seine Energie durch Oxydation von Methan.

4. Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze.

a) Assimilation des Bodenstickstoffes der grünen Pflanze.

Neben Kohlenstoff ist der Stickstoff das wichtigste Element zum Aufbau der lebenden Eiweißkörper. Bekanntlich enthält die Atmosphäre nicht nur Sauerstoff und Kohlensäure, sondern auch freien Stick-

stoff in ungeheuerer Vorratsmenge; macht er doch vier Fünftel der Gesamtatmosphäre aus. Außer freiem Stickstoff findet sich auch noch Ammoniak in der Luft in gasförmiger Form. Sehr früh hat man daher die Frage aufgeworfen, ob die grüne Pflanze imstande sei, wie die Kohlensäure so auch den Stickstoff der Atmosphäre zum Aufbau der lebenden Substanz zu verwenden. Die ersten exakten Versuche nach dieser Richtung hat Boussingault ausgeführt und festgestellt, daß die grünen Pflanzen nicht imstande sind, den Luftstickstoff zu verwerten. So führte er z. B. mit *Helianthus* drei Versuchsreihen durch, indem er in der 1. die Pflanzen in Sand, ohne alle Mineralstoffe, auch ohne Stickstoffverbindungen, sich entwickeln ließ, in der 2. Versuchsserie demselben Sandboden Salze und Kalisalpeter zusetzte, in der 3. den Pflanzen zwar die Salze bot, aber kein Kalinitrat, also ohne gebundenen Stickstoff.

Abb. 199. *Helianthus argophyllus*. 1 mit Salpeterzusatz, 2 ohne denselben. Gleiche Verkleinerung. Nach Boussingault aus Jost.

	Trockensubstanz (Same = 1 gesetzt)	Gebildete g organische Substanz	Gewinn an C in g 86 Tagen	Gewinn an N in g 86 Tagen
1. (Sand)	3,6	0,285	0,114	0,0023
2. (Sand, Asche, Nitrat) . .	198,3	21,111	8,444	0,1666
3. (Sand, Asche, Karbonat)	4,6	0,391	0,156	0,0027

Die beistehende Tabelle gibt das Ergebnis der Versuche: Serie 1 und 3 zeigt nur minimales Wachstum und nur die 2. Serie, in der KNO_3 geboten wurde, zeigt reichliche Zunahme an organischer Substanz. Die geringe Zunahme in den beiden anderen Serien ist wohl auf Absorption von gasförmigem Ammoniak aus der Luft sowie Verwertung des Reservestoffgehalts der Samen zurückzuführen. In sehr sinnfälliger Weise veranschaulicht die beigegebene Figur (Abb. 199) das Resultat nach dreimonatiger Versuchsdauer.

Seit diesem grundlegenden Versuch von Boussingault ist in tausendfachen Versuchen das Resultat bestätigt worden, daß die Nitrate im Boden die vornehmlichste Stickstoffquelle der grünen Pflanzen darstellen. Neuere Versuche haben allerdings ergeben, daß auch Ammoniak als fast gleich gute, bei manchen sogar bessere Nährquelle für die Stickstoffassimilation dienen kann. Die ungünstigen Erfahrungen, die früher vielfach mit Ammoniakdüngungen und anderen Stickstoffsalzen gemacht wurden, sind meist darauf zurückzuführen, daß in diesem Falle sehr leicht giftig wirkende Säuren sowohl in der Umgebung wie im Zellsaft auftreten.

Aber nicht nur der gebundene Stickstoff in Form von Nitraten und Ammoniumsalzen kann von der Pflanze verwertet werden, sie ist auch imstande, den Luftammoniak zu assimilieren, wie die Versuche

von Sachs, Schlössing und A. Mayer ergeben haben. Unter den natürlichen Verhältnissen spielt aber die Stickstoffassimilation von Luftammoniak nur eine sehr geringe Rolle, in Anbetracht des geringen Ammoniakgehaltes der Luft. (Im Mittel 2,4 g Ammoniak auf 100 cbm Luft.)

Schimper glaubte früher, daß die Assimilation des Stickstoffes in ähnlicher Weise wie die des Kohlenstoffes ein photochemischer Prozeß sei, daß also die Eiweißbildung nur in den Chloroplasten unter Einwirkung des Lichtes erfolge. Doch hat sich diese Ansicht nicht aufrecht erhalten lassen. Exakte Versuche, wie die von Godlewski, haben gezeigt, daß die Assimilation des Stickstoffes auch in den chlorophyllfreien Zellen im Dunkeln vor sich geht. Allerdings fand Godlewski, daß im Licht die Eiweißbildung eine Steigerung erfährt. In welcher Weise hierbei das Licht eine Rolle spielt, ist uns allerdings unbekannt.

Über den eigentlichen chemischen Vorgang der Eiweißbildung ist eine ganze Reihe von Hypothesen aufgestellt worden. Tatsächliche Kenntnisse und Einblicke in diesen Prozeß besitzen wir zurzeit nicht, und wir sehen daher an dieser Stelle völlig ab von der Wiedergabe dieser Hypothesen. Das Einzige, was man mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit annehmen kann, ist das, daß die Eiweißbildung auf demselben Wege wie der Eiweißabbau über Aminosäuren geht, die dann weiterhin zu Polypeptiden und Proteinen synthetisch aufgebaut werden. Wie im einzelnen Aminosäuren in der lebenden Zelle aufgebaut werden, darüber wissen wir, wie gesagt, zurzeit nichts Genaues. Dagegen finden sich überall Aminosäuren in der Pflanze, so daß der Weg über die Aminosäuren auch dadurch sehr wahrscheinlich erscheint. Allerdings ist es nicht möglich, zu entscheiden, ob es sich dabei um Produkte der Eiweißsynthese oder des Eiweißzerfalles handelt.

b) Assimilation des Luftstickstoffes durch die Leguminosen.

Es ist seit langem bekannt, daß bei fortgesetzter Kultur der meisten Pflanzen die Böden an Stickstoff verarmen und die Erträge äußerst mangelhaft werden, wenn nicht für Stickstoffdüngung Sorge getragen wird. Nur die Leguminosen verhalten sich hierin anders (Abb. 200). Sie können nicht nur ohne Schaden auf dem ärmsten Boden ohne Stickstoffdüngung angebaut werden, sondern sie sind sogar imstande, einen sterilen Sandboden zu verbessern, so daß derselbe auch für den Anbau anderer Pflanzen geeignet wird. Diese Eigenschaften der Leguminosen waren schon im Altertum bekannt, aber erst die klassischen Untersuchungen von Hellriegel und Willfarth haben die hier vorliegenden Verhältnisse aufgedeckt.

Zieht man, wie das Boussingault in seinen alten Versuchen getan hat, Leguminosen auf sterilisierten Böden, dann gedeihen auch die Leguminosen nicht; verwendet man aber stickstofffreie Böden, die nicht vorher sterilisiert waren, dann gedeihen sie (Abb. 200 A). Impft man nun sterilisierte Böden mit einer geringen Bodenprobe von nicht sterilisierten, so erhält man jedoch auch auf den sterilisierten Böden eine normale Entwicklung. Kochte man aber den Bodensatz vor der Impfung aus, so hatte auch die Impfung keinen Erfolg. Die Leguminosen zeigen nun bei ihren natürlichen Verhältnissen an den Wurzeln eine Menge kleiner Knöllchen (Abb. 201), und Hell-

riegel und Willfarth beobachteten, daß derartige Knöllchen nur in den nicht sterilisierten oder geimpften Böden zur Entwicklung kamen, nicht aber in den sterilisierten. Aus diesen Beobachtungen schlossen sie, daß diese Knöllchenbildung durch eine Symbiose zwischen Leguminosen und niederen Organismen bewirkt werde und daß durch diese Knöllchen die Assimilation des Luftstickstoffes bei den Leguminosen bewerkstelligt würde.

Ein Querschnitt durch ein Wurzelknöllchen einer Leguminose (Abb. 201) zeigt nun im Innern ein sogenanntes Bakteroidgewebe, das

Abb. 200. Die Pflanzen wurden in einem sehr stickstoffarmen Ackerboden ohne Zusatz (*O*) mit Zugabe von Kaliphosphat (*KP*) und von Kaliphosphat + Kalisalpeter (*KPS*) erzogen. Die übrigen Aschenbestandteile waren im Boden in genügender Menge enthalten, der auch nicht frei von Stickstoff usw. war und dieserhalb verursachte, daß Erbsen (A) und Hafer (B) sich etwas weiter entwickelten, als es in ganz stickstoffreiem Boden der Fall sein würde. Nach Wagner aus Pfeffer.

durch dünne Zellwände und reichlichen Eiweißgehalt ausgezeichnet ist; außen wird es von einem stark entwickelten Parenchymgewebe umgeben. Beijerinck ist es gelungen, diese Bakteroiden zu isolieren und außerhalb der Pflanze in Reinkultur zu züchten. Hier nehmen sie den Bau von gewöhnlichen Bakterien an und bewegen sich lebhaft; es ist das *Bacterium radicicola*. Prazmowski hat weiterhin auch die Entwicklung der Bakteroiden und der Bakterienknöllchen an jungen Erbsenkeimlingen beobachtet, die er mit Reinkulturen von *B. radicicola* infiziert hatte. Die Bakterien dringen in die Wurzelhaare ein, wachsen zunächst in geschlossenen Schläuchen in die benachbarten Rindenzellen und er-

füllen auch die Zellen der Wurzeln (Abb. 202). Die Bakterienansammlungen üben dann auch auf die Parenchymzellen einen Reiz aus, wodurch sich dieselben reichlich vermehren, um dann wieder das betreffende Wurzelteil und ein Knöllchen zu bilden. Nach Auflösung des Bakterienschlauches und der Schlauchhülle werden die Bakterien frei verändern ihre Gestalt und werden so zu den eingangs erwähnten Bakteroiden. Indem nun zu gleicher Zeit Gefäßbündel in den Knöllchen zur Ausbildung kommen, kann der Inhalt des Bakteroidgewebes allmählich von der Pflanze aufgebraucht werden. Der Rest des Bakterienschlauches bildet dann Gruppen, die sich mit einer festen Hülle umgeben. Diese sporenähnlichen Kolonien gelangen nach Zerstörung des Knöllchens in den Boden und vermögen dann wieder im Frühjahr neue Pflanzen zu infizieren.

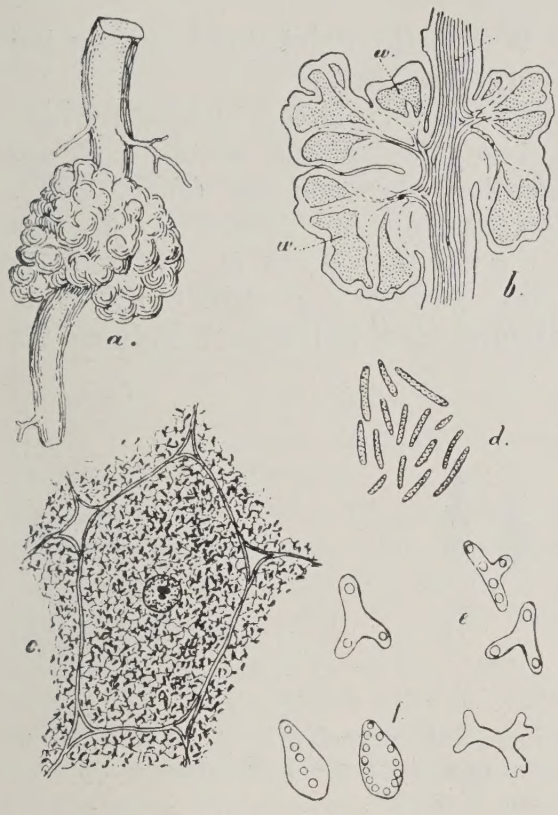


Abb. 201.

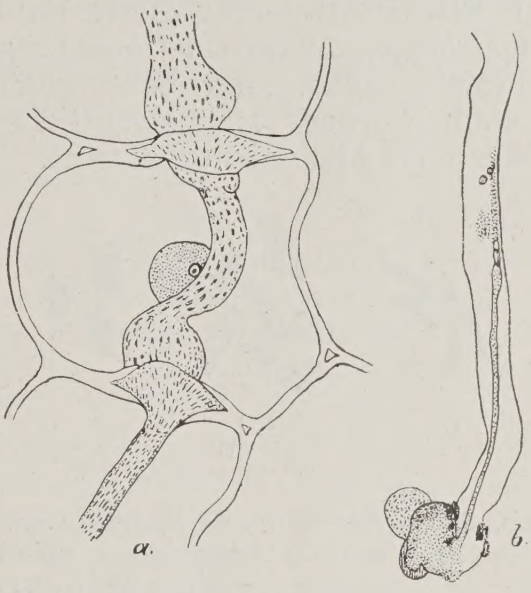


Abb. 202.

Abb. 201. Wurzelknöllchen der Leguminosen. a Lupinenwurzelknöllchen, nat. Gr. b Längsschnitt durch dasselbe, mehrfach vergrößert. *g* Gefäßbündel, *w* Bakteriengewebe. c Bakterienzelle der Lupine. Die Bakterien sind schwarz gehalten, 600fach vergrößert. d Die Bakterien der Lupine. e Bakteroiden von *Vicia villosa*. f Bakteroiden von *Lupinus albus*. d—f Vergr. 2500. Aus Fischer.

Abb. 202. Einwanderung der Bakterien in die Leguminosenwurzel. a Wurzelrindenzellen der Erbse mit der schlauchförmigen Bakterienmasse. Vergr, 650. b Wurzelhaar der Erbse, an dem links unten eine Bakterienansammlung außen ansitzt. In der Spitze des Haares Protoplasma mit Bakterien untermischt. Von hier geht dann der Infektionsfaden aus, d. h. eine schlauchförmige Bakterienmasse. Vergr. 175. Aus Fischer.

c) Assimilation des Luftstickstoffes durch Bodenbakterien.

Außer den Bakterien der Leguminosenknöllchen vermögen noch einige Bakterien in den Ackerböden freien Stickstoff zu assimilieren. Nachdem man schon früher eine Anreicherung von Stickstoff in gewissen Böden gefunden hatte und die Versuche von Berthelot zu dem Ergebnis geführt hatten, daß hier Bakterien eine Ursache sein müßten, hat Winogradsky zuerst derartige Mikroorganismen kultiviert und ihre Rolle bei der Stickstoffassimilation festgestellt. Das von ihm ent-

deckte Bakterium gehört zu den Anaëroben und wurde von ihm *Clostridium Pasteurianum* genannt (Abb. 203). In einer Nährlösung, die außer den gewöhnlichen Nährsalzen Glukose, aber keine Stickstoffverbindungen enthält, gedeiht dieses Bakterium, wobei eine lebhafte Buttersäuregärung entsteht, ein Prozeß, der von einer Bindung von Luftstickstoff begleitet wird. Die Energie bei diesem Vorgang stammt von der Verbrennung des Zuckers und die Menge des gebundenen Stickstoffes steht dabei in enger Beziehung zum verbrauchten Zucker (siehe Tabelle).

Zucker, verbraucht, in Gramm	2,0	2,0	4,0	20,0
Stickstoff, gebunden, in Milligramm . . .	3,9	5,9	9,7	28,0

Unbekannt ist dagegen, in welcher Weise die Stickstoffbindung bei diesem interessanten Mikroorganismus vor sich geht.

Ein ähnliches stickstoffassimilierendes Bakterium hat später Beijerinck gefunden, das im Gegensatz zu dem *Clostridium* aërob, also am besten bei Luftzutritt, gedeiht: *Azotobacter chroococcum* (Abb. 204). Die Stickstoffbindung dieses Bakteriums ist bedeutend größer als die des *Clostridium*. Während *Clostridium* auf 1 g Zucker 2—3 mg Stickstoffzuwachs ergab, sind bei *Azotobacter* bis zu 80 mg Stickstoff festgestellt worden. Der eigentliche Chemismus der Stickstoffbindung ist aber auch hier nicht bekannt.

Abb. 203.

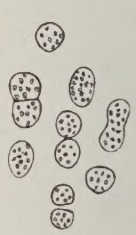


Abb. 204.

Abb. 203. *Chlostridum Pasteurianum.* 1 Vegetative Stäbchen. 2 Sporenhaltige Spindelstäbchen. 3 Aufgerissene Spindelstäbchen mit Sporen. 4 Keimende Sporen. Nach Winogradsky aus Fischer.

Abb. 204. *Azotobacter chroococcum* nach Benecke.

Daß die Stickstoffbildung der Bodenbakterien unter Umständen für manche Böden eine recht große ist und direkt praktische Bedeutung haben kann, zeigen Erfahrungen von Kühn, der auf einem bestimmten Felde 20 Jahre lang hintereinander ohne Stickstoffdüngung gute Ernten von Winterroggen erzielt hat. Hier kann der Stickstoff wohl nur durch die Tätigkeit der Bodenbakterien immer wieder ersetzt worden sein.

5. Assimilation der heterotrophen Pflanzen und der Tiere.

In der bisherigen Darstellung des Baustoffwechsels der autotrophen Pflanzen haben wir die Verwendung der Assimilate noch nicht behandelt. Da in der grünen Pflanze nur die chlorophyllführenden Teile CO_2 assimilieren — also allein im eigentlichen Sinne autotroph sind — die übrigen Organe aber auf die dort gebildeten Assimilate angewiesen sind, so können letztere ebenso wie Tiere und heterotrophe Pflanzen als heterotroph bezeichnet werden. Die Verwertung und

Umwandlung der Assimilate der Autotrophen gelangt daher zweckmäßigerweise erst hier im Zusammenhang mit dem Baustoffwechsel der Heterotrophen zur Schilderung. Dadurch wird, das sei von vornherein betont, der Unterschied im Stoffwechsel der Autotrophen und Heterotrophen, welcher bei oberflächlicher Betrachtung so fundamental zu sein scheint, wesentlich gemindert, ja verwischt. Auch hier im Stoffwechsel gibt es die verschiedenartigsten Übergänge von den extrem autotrophen bis zu den ausgesprochen heterotrophen Organismen (Tiere und parasitische Pflanzen). Besonders das große Heer der Bakterien und Schimmelpilze zeigt in bezug auf die Ausnutzung von Kohlenstoff- und Stickstoffquellen die größte Mannigfaltigkeit und bietet daher besonderes Interesse. Viele dieser niederen Organismen sind in Hinsicht auf ihre Stickstoffverbindungen noch ganz autotroph, während sie bezüglich der C-Quelle verschieden hohe Ansprüche erheben. Doch gibt es auch Formen, die sich mit sehr niederen Kohlenstoffverbindungen begnügen. Und andererseits sind manche niederen chlorophyllhaltigen Pflanzen neben autotropher auch zu rein heterotropher Lebensweise befähigt (*Euglena*).

Betrachten wir zunächst die in Frage kommenden **Kohlenstoffquellen der heterotrophen Pflanzen;** es sind das: Kohlehydrate, Alkohole, organische Säuren, Fette, Peptone und Eiweiß. Verschiedene Arten unterscheiden sich oft weitgehend in ihren Bedürfnissen und Fähigkeiten. Neben „Allesessern" finden sich Spezialisten, die auf eine ganz bestimmte Kohlenstoffverbindung angewiesen sind. So gedeiht *Mycoderma aceti* besonders bei Alkohol- und Essigsäureaufnahme; das saprophytische Flagellat *Polytoma* hat Butyrate nötig und vermag Zucker nicht zu verarbeiten. Dem *Bacterium oligocarbonicum* dient sogar Kohlenoxyd als Nahrung (für andere Organismen ein schweres Gift!), sowie die nur in Spuren in der Luft vorkommenden unbekannten Kohlenstoffverbindungen. Die CO_2 assimilierenden Bakterien haben wir früher schon kennen gelernt.

Von besonderem Interesse ist die oft sehr feine Auswahl, die Pilze und Bakterien unter ganz nahestehenden C-Verbindungen, ja unter verschiedenen Isomeren derselben Kohlenstoffquelle zu treffen vermögen. So hat schon Pasteur gezeigt, daß *Penicillium* aus einer Mischung von Rechts- und Links-Weinsäure zunächst nur die Rechts-Weinsäure assimiliert. Ähnliche Erfahrungen sind später vielfach gemacht worden. *Aspergillus* entnimmt aus einer Nährlösung von Glukose und Glyzerin zunächst nur die Glukose, und in ähnlicher Weise wird Glyzerin auch durch Pepton und Milchsäure „geschützt".

Die unlöslichen höheren Kohlenstoffverbindungen müssen alle erst in Lösung übergeführt werden, ehe sie Verwendung finden können, und an den Fetten und höheren Kohlenstoffverbindungen (Peptone und Eiweiß) vollzieht sich wohl allgemein vor ihrer Verwendung ein hydrolytischer Abbau bis zu gewissen Spaltprodukten. Welcher Mittel sich hierbei die Organismen bedienen, werden wir bei der **Verwendung der C-Assimilate der autotrophen Pflanzen** kennen lernen, der wir uns jetzt zuwenden.

Wir fanden als Assimilate der Photosynthese entweder lösliche Zucker, die natürlich allen chlorophyllfreien Zellen ohne weiteres nutzbar gemacht werden können, oder eingelagert in den Chromatophoren unlösliche Kohlehydrate in Form von Stärke. Wir haben bereits erfahren, daß die Stärke sehr bald von ihrer Bildungsstätte entfernt wird

und an anderen Orten Verwendung findet. Die Verwendung kann eine verschiedene sein; entweder wird sie in andern Zellen als Reservestoff aufgespeichert, oder zum Zweck der Energiegewinnung oxydiert, veratmet, oder aber mit N-Assimilaten zu Baustoffen weiterverarbeitet.

Da die Stärke im Wasser unlöslich ist, muß sie erst in einen löslichen Körper übergeführt werden. Im pflanzlichen und tierischen Organismus geschieht dies durch die Diastase, einen zu der wichtigen Gruppe der **Fermente oder Enzyme** gehörigen Stoff. Wir müssen uns zunächst mit der Natur dieser Körper etwas bekannt machen.

Die Diastase ist ein Enzym bzw. ein Gemisch von Enzymen, das die Stärke in Maltose aufspaltet, und zwar hydrolysiert. Dieser Vorgang kann auch durch Einwirkung von Säuren in der Wärme erzielt werden, eine Bedingung, die in den Lebewesen nicht gegeben ist. Während Säure die Stärke ohne weiteres in Glukose aufspaltet, ist dazu eine Anzahl von Enzymen notwendig, die in der Diastase auch vorhanden sind und die in kleineren Etappen diesen Prozeß bewirken. Die Enzyme sind daher feinere chemische Reagentien als die H-Ionen.

Viele Enzyme treten in den Sekreten aus den Körperzellen aus und üben außerhalb derselben ihre Wirkung aus. Von diesen Ektoenzymen oder Fermenten hat man die Entoenzyme unterschieden; doch handelt es sich hier um keinen prinzipiellen Unterschied. Auch viele Entoenzyme lassen sich leicht durch Wasser oder Glyzerin aus den Zellen extrahieren (Diastase) und üben außerhalb der Zelle genau so ihre Wirkung aus. In anderen Fällen gelingt ihre Extraktion erst nach völliger Zertrümmerung der Zellen und in wieder anderen ist eine Lösung von den kolloidalen Zellteilen überhaupt nicht zu erzielen.

Eine chemische Charakterisierung der Enzyme ist zurzeit nicht möglich. Viele Enzyme geben zwar Eiweißreaktion, doch ist es fraglich, ob letztere nicht nur auf einen kolloidalen Träger zurückzuführen ist, dem das Enzym adsorbiert ist. Viele Forscher sind der Meinung, daß ihre Wirkung überhaupt aus Oberflächenreaktionen an Kolloiden zu erklären sei. Andererseits hat man sich bemüht, aus den enzymatischen Präparaten möglichst rein die einzelnen darin enthaltenen Enzyme herauszulösen und von ihren Beimengungen zu reinigen. Auf diese Weise hat man Präparate gewonnen, die nicht mehr durch besondere chemische Eigenschaften (Eiweißreaktionen), sondern nur noch durch ihre spezifische Wirkung charakterisiert werden konnten (Willstätter). Es sind kolloidale Lösungen, und Willstätter vertritt die Auffassung, daß das Enzym aus einem kolloidalen Träger und einer daranhängenden chemisch-wirksamen Gruppe bestehe, deren „Affinität" zum Substrat die spezifische Wirkung des Enzyms bedingt.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß der Wirkungsgrad eines Enzyms durch die Reinigung erheblich gesteigert werden kann. So konnte Willstätter die enzymatische Konzentration eines aus Hefe gewonnenen Invertins (ein Enzym, das Invertzucker in Fruktose und Glukose spaltet) um das 1700fache steigern.

Von den weiteren Eigenschaften der Enzyme erscheint vor allem von Bedeutung die schon erwähnte weitgehende Spezifität der Wirkung, die vielfach so weit geht, daß ein Enzym nur auf ein bestimmtes Isomer einer bestimmten Substanz eingestellt ist. Enzym und Substrat sind ganz einseitig aneinander angepaßt. E. Fischer gebrauchte zur Verständlichmachung dieses Verhältnisses das Bild von

Schloß und Schlüssel. Ferner ist von Wichtigkeit, daß die Enzyme nicht nur den Abbau von Stoffen bewirken, sondern daß einzelne, wie jetzt feststeht, dieselben Stoffe aus konzentrierten Lösungen der Abbauprodukte synthetisch aufzubauen vermögen.

Während man früher in der Fermentwirkung ein rätselhaftes, vitalistisches Agens erblickte, kann man sie heute, wenn auch nicht erklären, so doch völlig dem anorganisch-physikalisch-chemischen Geschehen einordnen, nachdem sich neuerdings an den anorganischen Katalysatoren (besonders an kolloidalen Metallen) eine bis ins einzelne gehende Übereinstimmung hat aufzeigen lassen.

Katalysatoren sind nach W. Ostwald Stoffe, „die imstande sind, die Geschwindigkeit einer Reaktion zu ändern, obgleich sie nicht oder nicht erheblich in den Endprodukten der Reaktion erscheinen". Auf die Theorie der katalysatorischen Wirkung soll hier nicht näher eingegangen und nur einige Eigenschaften, in denen sie ganz mit Enzymen übereinstimmen, hervorgehoben werden: sie vermögen in geringer Menge große Umsätze zu bewirken; sie haben ein Temperaturoptimum und können in ihrer Wirkung einerseits durch „Gifte" (negative Katalysatoren) gehemmt, andererseits durch manche Stoffe beschleunigt werden.

Zum Schluß geben wir noch eine Übersicht der wichtigsten hydrolytischen Enzyme:

1. Karbohydrasen oder Kohlehydratfermente.
   a) *Amylasen* oder *Diastasen*, verzuckern Stärke.
   b) *Cellulasen*, verzuckern Cellulose.
   c) *Invertasen* oder *Glukosidasen*, wandeln Disacharide in Monosacharide.
2. Esterasen oder Lipasen, spalten Fett in Fettsäuren und Glyzerin.
3. Amidasen oder Proteasen:
   a) *Pepsinasen*, greifen alle Proteïne an und verwandeln sie in Peptone.
   b) *Tryptasen*, greifen gewisse Proteïne an und verwandeln sie teils in Peptone, teils in Aminosäuren.
   c) *Peptasen* oder *Ereptasen*, verwandeln Peptone in Aminosäuren.

Nach dieser Einschaltung kehren wir wieder zur Umwandlung und Verwertung der Assimilate autotropher Pflanzen zurück. In der Pflanze vollzieht sich vielfach in großem Maße die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette. Vor allem in reifenden Samen findet dieselbe statt. Der Weg, der bei dieser tiefgreifenden Umwandlung eingeschlagen wird, ist im einzelnen nicht bekannt, doch mehren sich die Stimmen, die Acetaldehyd und Brenztraubensäure als wichtige Glieder dieses Umsatzes annehmen. Aus diesen müssen Fettsäuren und Glyzerin gebildet werden, die dann endlich zu Fett nach dem früher S. 34 angegebenen Schema zusammentreten, vermutlich durch synthetische Wirkung von Lipasen.

Die Fette dienen auch in der Pflanzenzelle in erster Linie als Reservestoffe. In keimendem Samen findet sich zwar zunächst häufig eine Fettatmung (s. unten S. 251), doch vollzieht sich hier nach Spaltung der Fette durch Lipasen (in Fettsäuren und Glyzerin) eine Rückverwandlung in Zucker. Wenn diese Umwandlung auch durch

mikroskopische Beobachtungen völlig sichergestellt ist, so wissen wir doch nichts Näheres über den Vorgang selbst.

Wenn wir uns nun der **Kohlenstoffaufnahme der Tiere** zuwenden, so fällt uns zunächst auf, daß hier eine weit geringere Mannigfaltigkeit herrscht als bei den niederen Pflanzen, indem hier vorwiegend nur Kohlehydrate und Fette (neben Eiweißverbindungen, die aber in erster Linie als N-Quelle dienen) in Frage kommen. Die **Kohlehydrate** der Nahrung (Stärke, Zucker) werden bei den Tieren erst hydrolytisch in Monosaccharide gespalten, ehe sie in die Blutbahn gelangen und von den Zellen der Organe resorbiert werden. Die Spaltung geschieht durch die Einwirkung verschiedener Fermente des Speichels, des Pankreassaftes und Dünndarmsekrets. Die höheren Kohlehydrate, Stärke und Glykogen, werden durch eine Diastase verzuckert, während die Disaccharide (Rohr-, Malz- und Milchzucker) durch besondere Fermente, Maltase und Galaktase, in Monosaccharide (Glukose, Galaktose) gespalten werden. Der größte Teil des aufgenommenen Zuckers wird sofort im Betriebsstoffwechsel wieder verbraucht, er wird veratmet (s. unten). Bei reichlicher Zufuhr häuft er sich an und wird als Reservestoff deponiert, und zwar in Form von Glykogen. Die Umwandlung des Zuckers in Glykogen und die Glykogenspeicherung vollzieht sich vor allem in der Leber und in den Muskeln. Bei Kohlenstoffbedarf wird es durch ein diastatisches Ferment wieder zu Traubenzucker abgebaut. Über die Art des Aufbaues aus Monosachariden ist nichts Näheres bekannt. Doch ist in diesem Zusammenhange von Interesse, daß Kohlehydrate (Zucker und Glykogen) im tierischen wie im pflanzlichen Körper auch aus Fetten und Eiweiß gebildet werden können. Letzteres haben vor allem Erfahrungen und Versuche an zuckerkranken Menschen und Tieren gezeigt, bei denen die Umwandlung des Zuckers in Glykogen gestört ist. Es ließ sich z. B. zeigen, daß bei Fütterung diabetischer Hunde mit kohlehydratfreiem oder wenigstens kohlehydratarmem Eiweiß (Kaseïn, Kabeljaufleisch) reichlich Zucker im Harn auftrat. Der Zucker kann hier nur einer Eiweißumwandlung seine Entstehung verdanken. Wege und Mittel des Umsatzes sind im einzelnen nicht bekannt, doch läßt sich vielleicht mit einem gewissen Recht annehmen, daß nach Desaminierung Brenztraubensäure $CH_3COCOOH$ und Milchsäure $CH_2CH(OH)COOH$ eine wichtige Rolle als Zwischenprodukte im Abbau und Aufbau spielen.

Die zweite wichtige Kohlenstoffquelle der Tiere stellen die **Fette** dar. Die Fette der Nahrung werden im Darm durch ein fettspaltendes Ferment, die Lipase, in Glyzerin und Fettsäuren gespalten, und unter Einwirkung der Gallensäuren oder durch Überführung in Seifen werden die Fettsäuren wasserlöslich gemacht. Doch findet schon in den Zellen der Darmwand eine Resynthese statt, offenbar wieder auf Grund enzymatischer Vorgänge. Auch bei Verfütterung reiner Fettsäuren treten in den Lymphgefäßen neutrale Fette auf (in diesem Falle muß das Glyzerin anderen Quellen entstammen). Während die resorbierten Kohlehydrate und Eiweißverbindungen von den Tieren und Pflanzen in der Regel zu anderen spezifischen Körpern aufgebaut werden und erst in dieser Form weitere Verwendung finden (resp. gelagert werden), findet das Nahrungsfett bei den Tieren meist ohne weiteren Umbau direkte Verwendung als Körperfett, indem es in derselben Form in den Depots gespeichert wird. Neben anderen Beweisen ergibt sich die Richtigkeit dieses Satzes daraus, daß nach Verfütterung von Rüböl an

Hunde die sonst nicht beim Hunde vorkommende Erucasäure im Unterhautbindegewebe auftritt.

Der direkten Umwandlung von Nahrungsfetten in Körperfett scheint zwar der Umstand zu widersprechen, daß die Fette verschiedener Tierarten sich in ganz typischer Weise durch ihren Schmelzpunkt unterscheiden, und daß demnach gewissermaßen „artspezifische Fette" vorkommen. Bedenken wir aber, daß die drei Hauptbestandteile des tierischen Körperfettes, das Tristearin, das Tripalmitin und das Trioleïn, unter sich schon verschiedene Schmelzpunkte besitzen (die beiden ersten 60°, Trioleïn unter 0°), und daß das Mischungsverhältnis der drei Fette bei den verschiedenen tierischen Körperfetten ein verschiedenes ist, so ergibt sich daraus, daß die „Artspezifität" der Fette nicht auf einer chemischen, sondern nur auf einer physikalischen Verschiedenheit (Mischung) beruht und in erster Linie auf den verschiedenen Fettgehalt der Nahrung zurückzuführen ist. Das Mischungsverhältnis der 3 hauptsächlichsten Fettarten kann außerdem noch dadurch Änderung erfahren, daß auch Tiere die Fähigkeit besitzen, Fett aus Kohlehydraten zu bilden. Zu diesem Zweck muß natürlich eine starke Reduktion von O_2 im Kohlenstoffmolekül stattfinden. Wie diese Reduktion und die darauffolgende Synthese sich vollziehen, ist im einzelnen zurzeit noch unbekannt (s. auch S. 245).

Wir kommen nun zur Besprechung der Deckung des **Stickstoffbedarfes der Heterotrophen.** Während Tiere völlig auf Eiweißzufuhr angewiesen sind, zeigen die heterotrophen Pflanzen in hervorragendem Maße die Fähigkeit, die verschiedenartigsten Stickstoffquellen auszunützen. Ein großer Teil derselben ist sogar bezüglich der Stickstoffassimilation autotroph, indem sie — wie grüne Pflanzen — den Stickstoff direkt in anorganischer Bindung assimilieren. Immerhin gibt es auch Pilze, Bakterien und Flagellaten, die hinsichtlich ihres N-Bedarfs heterotroph sind, und man kann je nach der günstigsten N-Quelle unter Pilzen und Bakterien folgende Gruppen unterscheiden:

1. Nitrogenorganismen: sie assimilieren N der Luft (siehe oben S. 241).
2. Nitratorganismen: gute Verarbeiter von Salpetersäure.
3. Nitritorganismen: Verarbeiter von salpetriger Säure (viele Pilze).
4. Ammoniakorganismen: die betr. Formen (Pilze, viele Hefen, *Bacterium coli*) gedeihen bei Ammoniak besser als bei Nitraten.
5. Amidoorganismen: bevorzugen Amide.
6. Peptonorganismen: lieben Peptone.
7. Eiweißorganismen: gedeihen nur mit Eiweiß.

Der „Nährwert" der Stickstoffquellen hängt jedoch auch ab von allerlei Begleitumständen, wie von der H-Ionenkonzentration, von der Art der Kohlenquelle usw. So macht unter Umständen eine andere C-Quelle auch einen Wechsel der N-Quelle notwendig, wodurch die obige Gruppierung eine gewisse Beschränkung erfährt. Über die Art des Aufbaues der Eiweißkörper weiß man nur so viel, daß er auf dem Wege über Aminosäuren vor sich geht. Doch werden bei Darreichung von Amiden und einzelnen Aminosäuren auch diese erst gespalten, und das Ammoniak dient — wie bei Autotrophen — als Ausgangs-

punkt zur Bildung der Aminosäuren und Eiweißkörper. Es ist das verständlich, da zur Eiweißbildung eine größere Anzahl von Aminosäuren notwendig ist, die erst nach Spaltung der in geringer Zahl gebotenen aufgebaut werden können. Auch die Pepton- und Eiweißheterotrophen werden vermutlich in derselben Weise, wie wir es bei höheren Tieren kennen lernen werden, die komplexen Eiweißverbindungen zunächst in Aminosäuren spalten. Nur das passende Gemisch verschiedener Aminosäuren könnte bei letzteren Eiweiß ersetzen.

Bei der Assimilation der Eiweißkörper bei Tieren steht im Mittelpunkt der bisherigen Erkenntnis die Tatsache, daß in den Verdauungsorganen das Eiweiß der Nahrung durch proteolytische Fermente meist bis zu den Aminosäuren zerlegt wird, und daß die Organzellen aus den im Blut kreisenden, resorbierten Aminosäuren diejenigen im richtigen Verhältnis herausziehen, die sie zum Aufbau ihrer spezifischen Eiweißverbindungen brauchen. (Selbstverständlich braucht die Aufspaltung nicht durchweg bis zu Aminosäuren zu gehen, da auch die größeren Spaltprodukte, Albumosen und Peptone, schon nicht mehr artspezifisch sind und daher zum Aufbau Verwendung finden könnten.) Den Beweis, daß die höheren Tiere ihre Eiweißverbindungen allein aus den in der Nahrung enthaltenen Aminosäuren aufzubauen vermögen, erbrachten die von Loewy und Abderhalden ausgeführten Fütterungsversuche, wobei Hunde, Mäuse und Ratten bei Ernährung mit einem Gemisch von Aminosäuren (gewonnen aus Fleisch, dessen Eiweiß zuvor durch Fermente oder Schwefelsäure völlig hydrolysiert wurde) ebenso gut gediehen wie bei reiner Fleischnahrung. Durch diese Versuche ist bewiesen, daß im tierischen Körper eine Synthese der Eiweißverbindungen aus den freien Aminosäuren des Nahrungseiweißes stattfindet. In welcher Weise diese Synthese sich vollzieht, ist hier ebenso unbekannt wie bei den Pflanzen.

Für den Bau- und den Erhaltungsstoffwechsel der Tiere ist es nun von Bedeutung, daß in der dargebotenen Nahrung nicht nur genügende Mengen von Aminosäuren im allgemeinen, sondern daß auch alle notwendigen Arten von Aminosäuren in genügender Menge sich finden. So ist Leim eine ungenügende Eiweißquelle, weil Tryptophan ganz fehlt, Tyrosin und Cystin nicht in genügender Menge vorhanden sind. Man kann Leim zu einer genügenden Eiweißnahrung machen, wenn man die fehlenden Aminosäuren zusetzt (Kaufmann und Abderhalden). Aus diesen Erfahrungen darf man jedoch nicht schließen, daß der tierische Körper überhaupt zur Synthese von Aminosäuren nicht befähigt wäre. So läßt sich ein erwachsenes Tier allein mit Gliadin erhalten, obwohl Glykokoll und Lysin in dessen Molekül fehlen. Die beiden notwendigen Aminosäuren müssen hier demnach anderweitig gebildet werden, was wohl nur synthetisch aus kleineren Bausteinen möglich erscheint. Wird schon hier die Kluft zwischen dem N-Stoffwechsel der Tiere und der Pflanzen verengert, so haben neuere Versuche von Knoop und Embden sie direkt überbrückt, indem sie die Möglichkeit einer Synthese von Aminosäuren aus Ammoniak und Kohlenstoffverbindungen durch den tierischen Organismus dargetan haben. Bei Verfütterung von γ-Phenyl-α-Ketobuttersäure $C_6 \cdot H_5 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH$ an Hunde gelangt nämlich die entsprechende Aminosäure zur Ausscheidung $C_6 \cdot H_5 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$, und beim Durchleiten von Brenztraubensäure $CH_3 \cdot CO \cdot COOH$ durch die Hundeleber bildet sich Alanin $CH_3 \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot COOH$, bei der von Oxyphenylbrenztraubensäure Tyrosin. Da bei der

Kohlehydratspaltung Brenztraubensäure entsteht und durch die Eiweißspaltung stets freies Ammoniak zur Verfügung ist, so wird die Möglichkeit einer solchen Synthese verständlich. Da andererseits Stoffwechselversuche an Menschen und Säugetieren ergeben haben, daß durch reichliche Zufuhr von Kohlehydraten ein Teil des Nahrungseiweißes eingespart werden kann, so liegt es nahe, dieses Resultat durch die oben erwähnte Synthese zu erklären.

Zum Schluß ist noch die Frage zu erörtern, ob eine Nahrung, die nur aus Kohlehydraten, Fetten und den nötigen Aminosäuren besteht, für die Tiere genügt. Dies muß wenigstens für die höheren Wirbeltiere ohne weiteres verneint werden. Zunächst hat sich gezeigt, daß Säugetiere auch noch der direkten Zufuhr von **Lipoiden** bedürfen, die wir früher schon als lebensnotwendige Stoffe kennen gelernt haben. Füttert man nämlich Mäuse mit einer sonst zureichenden Nahrung, der vorher die Lipoide entzogen wurden, so gehen sie zugrunde. Sie gedeihen jedoch bei demselben Futter, wenn man die Lipoide wieder zufügt. Vögel dagegen vermögen wie die Pflanzen aus anorganischen Phosphaten ihre Lipoide synthetisch aufzubauen.

Erfahrungen bei gewissen Krankheiten, wie Beri-Beri, Skorbut u. a., sowie zahlreiche Versuche der letzten Jahre haben nun die Aufmerksamkeit noch auf eine Gruppe von merkwürdigen Stoffen gelenkt, die wenigstens den höheren Wirbeltieren ebenfalls in der Nahrung geboten werden müssen, da sonst schwere Schädigungen auftreten, die sog. **Vitamine,** die auch als Wachstumsstoffe oder akzessorische Nährstoffe bezeichnet werden. Über die nähere chemische Struktur dieser Stoffe ist noch nicht viel bekannt, sie enthalten N und geben Reaktion organischer Basen. Ob es sich überhaupt um eine in chemischer Hinsicht einigermaßen einheitliche Gruppe handelt, ist unsicher. Solche Stoffe finden sich in der äußeren Kleieschicht von Reiskörnern (Funk). Bei vorzugsweiser Ernährung mit poliertem Reis, bei dem diese Schicht entfernt ist, tritt Beri-Beri-Krankheit auf. Auch bei Vögeln kann eine ähnliche Erkrankung auf diese Weise hervorgerufen werden. Durch Zusatz von Reiskleie läßt sich die Krankheit heilen.

Auf das Fehlen der Vitamine ist wohl auch das Fehlschlagen all der vielen früheren Versuche zurückzuführen, Tiere mit einem künstlichen, aus gereinigten Naturstoffen zusammengesetzten Futter großzuziehen. Ernährt man junge Ratten mit einer Nahrung aus Kasein, Stärke, Schweinefett, Rohrzucker und Salzen, so wachsen sie trotz reichlicher Aufnahme nicht. Fügt man aber nur 1—4 % Milch, ein wenig Hefeextrakt oder etwas Gemüsesaft dem Futter zu, dann gedeihen die Tiere (Hopkins). Diese Vitamine sind, wie Versuche von Stepp gezeigt haben, nicht mit den Lipoiden identisch.

C. Betriebsstoffwechsel.

Zur Verrichtung der verschiedenen mechanischen und chemischen Leistungen beim Baustoffwechsel bedürfen die Organismen fortgesetzt der Lieferung von freier Energie. Die gesamte Energie, die in den Lebewesen verbraucht wird, stammt letzten Endes von der Sonnenenergie, die von den grünen autotrophen Pflanzen durch die Photosynthese gebunden, in potentielle chemische Energie verwandelt wird. Aber schon die grüne Pflanze muß, um ihre übrigen Stoffe aufzubauen,

sofort einen Teil der in ihren CO_2-Assimilaten gebundenen Energie freimachen. Es geschieht dies durch Oxydation und Spaltung der CO_2-Assimilate. Und dementsprechend vollzieht sich die Energiegewinnung bei allen übrigen Organismen, nur wird ihnen die Energie von vornherein in Form von energiereichen organischen Verbindungen zugeführt. Alle diese chemischen Verbindungen (und somit auch die Energie) stammen aber direkt oder indirekt von grünen autotrophen Pflanzen ab. Selbst die anorganischen Stoffe, aus denen die autotrophen Bakterien ihre Energie gewinnen und ihre Baustoffe aufbauen, sind nur Endprodukte der Tätigkeit anderer Organismen, und die in ihnen gebundene potentielle chemische Energie stammt somit auch letzten Endes von der grünen Pflanze.

Die nötige Betriebsenergie wird nun durch zwei Vorgänge aus den chemischen Verbindungen freigemacht, die Oxydation oder Atmung und die Spaltung oder Gärung. Die erstere besteht in der teilweisen oder ganzen Verbrennung organischer Körper unter Aufnahme von freiem Sauerstoff; bei der letzteren, die ohne Sauerstoff vor sich geht, werden einfach energiereiche organische Moleküle in energieärmere zerlegt, gespalten. Während man früher die beiden Betriebsvorgänge als zwei völlig verschiedene Lebensprozesse angesehen hat, denen nur der Zweck der Energiegewinnung gemeinsam ist, ist man heute meist geneigt, Spaltungen und Atmung als im wesentlichen verwandte Lebenserscheinungen zu betrachten; ja, durch die Aufdeckung und Eingliederung der sog. intramolekularen (anaëroben) Atmung, bei welcher der zur „Atmung" nötige O_2 durch teilweise Spaltung zur Verfügung stehender sauerstoffreicher organischer Stoffe gewonnen wird, scheint die Kluft zwischen beiden Vorgängen ganz überbrückt. Trotzdem sollen sie im folgenden getrennt behandelt werden, zumal doch nicht ausgeschlossen ist, daß größere Unterschiede bestehen.

1. Atmung.

Wenn auch der Begriff der Atmung infolge der meist angenommenen, engen Beziehungen der Atmungsvorgänge zu den Spaltungen in neuerer Zeit oft verwischt wird, so kann doch nach wie vor der Dissimilationsvorgang, der Pflanzen und Tieren in erster Linie zur Energiegewinnung dient, nämlich die mehr oder minder völlige Oxydation organischer Substanzen unter Bildung von CO_2 und H_2O, als Atmung bezeichnet werden. Dienen Kohlehydrate (Zucker und Stärke) als Atmungsmaterial, so verläuft der Vorgang nach folgender Formel:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 = 2\,CO_2 + 6\,H_2O + 674\,000 \text{ Kal.}$$

Wie ersichtlich, ist das die völlige Umkehr der Assimilationsformel.

Als **Atmungsstoffe** kommen dieselben Körper in Betracht, die auch im Baustoffwechsel die hervorragendste Rolle spielen: Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe. Der Abbau dieser Stoffe kann mehr oder minder weit vonstatten gehen bis zur völligen Oxydation. Vielfach macht er aber bei einer früheren Oxydationsstufe Halt, und die bei unvollständiger Verbrennung gebildeten Stoffe können dann wieder anderweitige Verwendung finden, sei es zu Spaltungen, sei es als Baustoffe. Bei normaler Atmung werden aber zum mindesten die Kohlenstoffverbindungen völlig bis zur Kohlensäure oxydiert.

Werden **Kohlehydrate** veratmet (entsprechend der oben angegebenen Formel), dann muß der sog. Atmungsquotient, d. i. das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ gleich 1 sein. Für viele grüne Pflanzen, Algen und Pilze trifft das zu. Trotzdem berechtigt die Feststellung eines solchen Respirationsquotienten noch nicht ohne weiteres zu dem Schluß auf reine Kohlehydratveratmung; denn der Quotient 1 kann natürlich auch einen zufälligen Mittelwert darstellen, der nur das Gesamtresultat verschiedener Betriebsprozesse angibt, die teils einen kleineren, teils größeren Quotienten aufweisen.

Manche Pilze, sowie die Succulenten unter den höheren Pflanzen zeigen nun auch bei reiner Kohlehydratatmung einen von 1 erheblich abweichenden Respirationsquotienten. Derselbe beruht auf unvollständigen Oxydationen der Kohlehydrate zu organischen Säuren, so vor allem Oxal-, Äpfel- und Zitronensäure. Kakteen und Crassulaceen vermögen z. B. während der Nacht die Kohlensäureausscheidung sogar völlig zu sistieren und nur organische Säure zu bilden, so daß der Atmungsquotient gleich Null wird. Am Morgen zerfällt dann die Säure unter der Einwirkung des Sonnenlichtes, und die gebildete Kohlensäure wird sofort wieder von der Pflanze assimiliert, so daß nun auch der Assimilationsquotient $O_2 : CO_2$ einen völlig abweichenden Wert aufweisen kann, da infolge der reichlichen intrazellulären Bildung von Kohlensäure die entsprechende Aufnahme freier Kohlensäure unterbleibt.

Auch die reine **Fettveratmung** ergibt natürlich einen erheblich von 1 abweichenden Respirationsquotienten (ca. 0,7). Sie tritt zusammen mit der Eiweißatmung bei den Tieren mehr in den Vordergrund, besonders wenn sie nur von ihren Reservestoffen leben. Ganz ausgesprochen finden wir das bei der Entwicklung vieler tierischer Eier. So zeigt das sich entwickelnde Hühnerei während der 21tägigen Bebrütung einen Respirationsquotienten von 0,677, der einer reinen Fettverbrennung entspräche. In der Tat ist auch analytisch-chemisch die ausschließliche Oxydation von Fetten dabei festgestellt. Auch bei der Keimung von Pflanzensamen, die als Reservestoffe oft reichlich Fette enthalten, werden vielfach zunächst diese Fette oxydiert. Doch gehen die jungen Keimpflanzen bald zur Kohlehydratoxydation über, da mit fortschreitender Entwicklung die Fette sich immer mehr in Kohlehydrate umwandeln.

Früher wurde vielfach die Meinung vertreten, daß alle Atmungsprozesse, auch die der Pflanzen, **Oxydation von Eiweißsubstanzen** darstellen. (Die Ansicht ging meist Hand in Hand mit der früher erwähnten Auffassung vom „lebenden Eiweißmolekül".) Für die Atmung der meisten Pflanzen trifft dies jedoch nicht zu. Hier bilden, wie wir sahen, Reservestoffe (Kohlehydrate, gelegentlich auch Fette) das vorwiegende, ja gewöhnlich das ausschließliche Atmungsmaterial. Auch tierische Atmungsvorgänge können allein durch Reservestoffe (Fette und Glykogen) bestritten werden. Im allgemeinen sind jedoch Tiere auf Veratmung von Eiweißkörpern angewiesen, und auch Pflanzen sind dazu befähigt, wenn hier die Eiweißatmung in der Regel auch stark zurücktritt. So lassen sich Pilze (*Aspergillus niger*) mit Pepton und Aminosäuren als einziger organischer Nahrungsquelle zu reichlicher Entwicklung bringen. Dabei muß natürlich die Atmungsenergie durch Oxydation von Aminosäuren gewonnen werden, und der oxydierte Stickstoff wird, wenigstens teilweise, als Ammoniak abge-

geben. Während aber bei Pflanzen die Eiweißatmung völlig durch Kohlehydratatmung ersetzt werden kann und in der Regel ersetzt ist, ist dies bei Tieren nicht möglich. Ohne Abbau von Eiweißstoffen vermag der tierische Körper nicht dauernd weiterzuleben. Im tierischen Betriebsstoffwechsel treten daher als Endprodukte neben Kohlensäure stets noch stickstoffhaltige Stoffe, wie Purinsäure, Harnstoff und Harnsäure auf, die aus dem Körper entfernt werden. Zur völligen Oxydation der Stickstoffverbindungen sind nur die früher erwähnten Stickstoffbakterien befähigt. Alle übrigen Organismen, Pflanzen und Tiere, bilden als Endprodukt des Eiweißabbaues Ammoniak. Bei den Pflanzen gelangt jedoch das Ammoniak meist nicht zur Ausscheidung, sondern findet sofort wiederum im Baustoffwechsel als Stickstoffquelle Verwendung. Bei Tieren kommt nur selten Ammoniak zur Ausscheidung. So bildet er z. B. bei den Seerosen (Actinien) das einzige stickstoffhaltige Endprodukt, während der Blutegel 60—70%, der Spulwurm ca. 63%, der Flußkrebs 28—38%, die Gans 25% und die Säugetiere nur wenige Prozent (rund 4,3) des unverwendbaren Stickstoffs als Ammoniak ausscheiden. Die Wirbeltiere oxydieren zwar auch den größten Teil ihrer Stickstoffkörper zu Ammoniak, doch wird bei Säugetieren in der Leber das NH_3 wieder synthetisch in Harnstoff umgewandelt und in dieser Form ausgeschieden, während Vögel und Reptilien in der gleichen Weise Harnsäure bilden. Dadurch gehen speziell den höheren Tieren Kohlenstickstoffverbindungen von erheblichem Energiegehalt ständig verloren. Da, wie wir gesehen haben, die Pflanze auch ihre oxydierten Stickstoffverbindungen wieder im Baustoffwechsel selbst verwendet, so arbeitet der Betriebsstoffwechsel der Pflanzen außerordentlich ökonomischer als der der Tiere.

Das Atmungsmaterial (Eiweiß, Kohlehydrate und Fette) ist bei Körpertemperatur Sauerstoff von Atmosphäredruck gegenüber beständig. Die für die **Theorie der Atmung** wichtigste Frage ist daher die: wie kommt es, daß im Innern der Zelle die Oxydation dieser Stoffe (katalytisch) beschleunigt wird? Welcher Mittel bedient sich die Zelle, um an den Verbrennungsorten die „trägen" organischen Verbindungen mit Sauerstoff in Reaktion zu bringen? Durch Untersuchungen an lebenden und abgetöteten Zellen, sowie Modellversuchen hat Warburg diese Frage weitgehend beantwortet. Zunächst hatten Feststellungen verschiedener Forscher ergeben, daß nicht an den gesamten Zellbestandteilen, sondern nur an den strukturierten Elementen der lebenden Zellen sich die Atmung vollzieht. Lebende Zellen, wie die roten Vogelblutzellen, Leberzellen, Seeigeleier, aber auch eine Reihe von Pflanzenzellen lassen sich durch Kältemischung von — 80° abtöten, ohne daß dabei die Atmung erlischt. Wie Warburg gezeigt hat, ist die Atmung an die feinen festen Zellbestandteile gebunden. Die Zellen zerreißen nämlich durch das Gefrieren völlig; zentrifugiert man die Zellmasse nach dem Auftauen, so erhält man zwei Schichten, eine obere klare und eine tiefere trübe. Nur die letztere zeigt Atmung, und nur diese enthält die festen Zellbestandteile. Bei den Leberzellen sind diese feinen kolloidalen Teilchen so klein, daß sie nicht mehr durch Zentrifugieren aus den Flüssigkeiten ganz beseitigt werden können; dementsprechend kann man auch in der überstehenden Flüssigkeit noch Atmung nachweisen.

Läßt man nun verschiedene indifferente (nichtgiftige) Narkotika auf die Zellen einwirken, so zeigt sich, daß verschiedene Stoffe,

die aber ein und derselben Körperklasse angehören, die Atmung in außerordentlich verschiedenem Grade hemmen. So liegen die Wirkungsstärken der verschiedenen Alkohole, der verschiedenen Urethane usw. unter sich um das Hunderttausendfache auseinander (siehe Tabelle). Ein Narkotikum hemmt die Zellatmung in um so kleinerer Konzentration, je stärker es von den festen Zellbestandteilen adsorbiert wird. Die hemmende Wirkung hängt von den Adsorptionskonstanten des betreffenden Stoffes, nicht von seiner chemischen Beschaffenheit ab.

Tabelle.

Substanz	Atmungshemmung um 50% durch Mole pro Liter	Substanz	Atmungshemmung um 50% durch Mole pro Liter
Methylalkohol . . .	5	Methylurethan . . .	13
Äthylalkohol . . .	1,6	Äthylurethan . . .	0,33
Propylalkohol . . .	0,8	Propylurethan . . .	0,13
Butylalkohol . . .	0,15	Butylurethan . . .	0,043
Amylalkohol . . .	0,045	Phenylurethan . . .	0,003

Ganz anders wirkt die Blausäure. Schon bei einer Konzentration von $^1/_{10\,000}$ Mol. pro Liter kommt es zu einer Atmungshemmung der meisten Zellen. Die Adsorption der Blausäure weist aber eine sehr kleine Konstante auf, etwa von der Größe des zehntausendmal unwirksameren Acetons. Warburg schließt daraus, daß die Wirkung der Blausäure durch eine Umsetzung mit einem in sehr kleiner Menge vorhandenen, für die Atmung wichtigen Zellbestandteil bestehe. Dieser Zellbesantdteil ist (nach Versuchen an Seeigeleiern) das Eisen. Das Seeigelei enthält, wie andere Zellen, eine kleine Menge Eisen, etwa 0,3 mg pro Gramm Trockensubstanz. Verdoppelt man den natürlichen Eisengehalt der Zellsubstanz, so steigt die Atmung auf etwa die doppelte Kraft, während andere Schwermetalle ohne Wirkung sind. Der Eisengehalt einer Zelle und die zu Atmungshemmungen nötige Blausäuremenge stimmen der Größenordnung nach überein. Es genügen einige Hundertstelmilligramme Blausäure pro Gramm Zellsubstanz, um die Atmung des Seeigeleies völlig zu hemmen, d. h. eine dem Eisengehalt entsprechende Menge.

Es sind also zwei Mittel, deren sich die Zelle bedient, um die Reaktionswiderstände an den Verbrennungsorten zu verkleinern: die Adsorption und die Schwermetalle. Die Zellatmung ist ein kapillarchemischer Vorgang, der an den eisenhaltigen Teilen der Oberfläche der festen Bestandteile abläuft. Durch Adsorption an diesen Oberflächen werden die trägen organischen Verbindungen gegenüber Sauerstoff reaktionsfähig.

Die von Warburg aufgedeckten Beziehungen zwischen Atmung und der Wirkung von indifferenten Narkoticis einerseits und Blausäure andererseits lassen sich nun in ganz übereinstimmender Weise bei der Oxydation von Aminosäuren an Blutkohle aufzeigen. Oxalsäure sowie Aminosäuren (Cystin) werden — wenn man sie bei Zimmertemperatur mit Blutkohle schüttelt — aus wässerigen Lösungen von der Kohle adsorbiert und unter Sauerstoffaufnahme oxydiert, während gleichzeitig Kohlensäure, Ammoniak und Schwefelsäure als Endprodukte auftreten, also dieselben Produkte wie bei der Eiweißverbrennung lebender Zellen. Die Wirksamkeit ist ungefähr die gleiche

wie die stark atmender Gewebe, wie z. B. der Warmblüterleber. So findet sich, daß 1 g Kohle im Gleichgewicht mit $^1/_{100}$ normaler Cystinlösung in einer bestimmten Zeit ebenso viel Sauerstoff verbraucht wie die gleiche Gewichtsmenge lebender Gewebe. Auch diese Oberflächenoxydation wird durch Narkotika in ähnlicher Weise gehemmt wie die Zellatmung. Gerade bei diesem Vorgang konnte Warburg die Wirkungsweise dieser Narkotika und ihren Zusammenhang mit den Adsorptionskonstanten in überzeugender Weise demonstrieren. Die Narkotika hemmen die Zellatmung, indem sie — selbst an den Oberflächen nicht oxydabel — die Oberfläche bedecken und dadurch die Brennstoffe verdrängen. Gleiche Wirkung durch verschiedene Narkotika tritt immer dann ein, wenn der gleiche Bruchteil der wirksamen Oberflächen mit einem Narkotikum bedeckt ist.

„Für die Zellatmung wie die Oxydation von Blutkohle an Aminosäuren gilt die Bedingung gleicher Wirkung:

Zahl der adsorbierten Moleküle × der von einem Molekül beanspruchten Fläche = K,

eine Beziehung, aus der die Wirkungsstärken für beliebige Narkotika berechnet werden können, wenn K, die Adsorptionskonstanten und die Molekularvolumina gegeben sind."

Aber auch die Blausäure wirkt an der Blutkohle genau so wie an der lebenden Zelle, d. h. nicht nach ihrer Adsorption, sondern durch chemische Bindung. Schon eine $^1/_{10\,000}$ normale Blausäurelösung hemmt die Oxydation des Cystins etwa um die Hälfte. Auch hier ergibt sich der Schluß, daß Eisen, das ja in der Blutkohle immer als Verunreinigung vorhanden ist, an der Kohlenoberfläche die Rolle eines Sauerstoffüberträgers spielt und daß Blausäure das Eisen in eine zur Sauerstoffübertragung unfähige Form überführt. Daß dies tatsächlich der Fall ist, ergab sich aus weiteren Versuchen, in denen nachgewiesen wurde, daß Blutkohle die Aminosäure nur oxydiert, wenn sie tatsächlich Eisen enthält, und zwar muß das wirksame Eisen als Eisenstickstoffverbindung der Blutkohle beigegeben sein.

Durch die vollkommene Übereinstimmung mit der Oxydation von Aminosäuren an der Oberfläche von Blutkohle ist „die Zellatmung zwar nicht physikalisch erklärt, jedoch zurückgeführt auf Phänomene der unbelebten Welt".

Im Gegensatz zu der hier ausführlich geschilderten Warburgschen Atmungstheorie nahm man bisher fast ausschließlich an, daß die Zellatmung mit Hilfe besonderer Fermente (Oxydasen, Peroxydasen, Katalasen) durchgeführt würde, wobei im einzelnen sehr verschiedenartige Hypothesen über die chemischen Umsätze und die Wirkung der Fermente aufgestellt wurden. Für all diese Hypothesen liegt aber kein gesichertes Tatsachenmaterial vor, und wenn auch in vielen pflanzlichen und tierischen Geweben gewisse oxydierende Fermente häufig aufgefunden werden, so handelt es sich doch, wie schon Pfeffer mit Recht gegen ihre Bedeutung als Atmungsfermente eingewendet hat, nur um Katalysatoren, die nicht imstande sind, die für die Zelle in Betracht kommenden Atmungsmaterialien wie Kohlehydrate und Aminosäuren zu oxydieren. Gegenüber der wohlbegründeten Atmungstheorie von Warburg scheint uns diesen Enzymhypothesen der Zellatmung heute keine Bedeutung mehr zuzukommen. Die Suche nach Atmungsenzymen entsprang wohl einer übertriebenen, fast möchte man sagen dogmatischen Ansicht, daß alle Stoffwechselumsätze auf Enzymwirkungen beruhen, so daß man glaubte, mit dem Auffinden einer,

wenn auch postmortalen, Fermentwirkung schon eine Erklärung des betreffenden Lebensvorganges gefunden zu haben.

Intramolekulare Atmung. Wenn man Pflanzen den freien Sauerstoff völlig entzieht, so scheiden sie für längere oder kürzere Zeit CO_2 aus und führen somit den Betriebsstoffwechsel weiter. Auch manche Tiere (Eingeweidewürmer) vermögen unter anaëroben Bedingungen CO_2 abzugeben und die nötige Betriebsenergie ohne freien O_2 zu gewinnen. Die Fähigkeit der Pflanzen zu „anaërober Atmung" ist sehr verschieden. In einigen Fällen (*Ricinus*, *Vicia faba*) kommt dieselbe in ihrer Stärke direkt der normalen Atmung gleich, während sie in der Regel nur $^1/_3$—$^2/_3$ derselben ausmacht. Auch hinsichtlich der Zeit finden sich beträchtliche Unterschiede. Gewöhnlich stellen sich bei anaërober Atmung der Pflanzen bald Schädigungen ein, doch kann z. B. *Chara* wochenlang unter diesen Bedingungen leben. Als Betriebsmaterial dienen die gleichen Stoffe wie bei der normalen Atmung, vor allem Kohlehydrate. Die auftretende Kohlensäure kann aber natürlich nicht einer einfachen Oxydation entstammen, vielmehr wird durch Reduktion sauerstoffhaltiger Verbindungen (Zucker) Sauerstoff frei, der dann zur Oxydation der Kohlenstoffverbindungen zu CO_2 dient. Man spricht daher von intramolekularer oder anaërober Atmung (Czapek nennt diesen Vorgang Reduktionsatmung). Würde der gesamte O_2 der betreffenden Kohlehydrate in dieser Weise zur Oxydation Verwendung finden, so würde neben CO_2 nur ein aus C und H bestehender, völlig reduzierter Körper entstehen müssen. In der Regel wird aber nicht der ganze O_2 aufgebraucht, sondern es bildet sich neben CO_2 nur ein an O_2 ärmerer Körper, meist Alkohol, der sich bei anaërober Atmung oft in größerer Menge ansammelt. Auch andere Alkohole, organische Säuren und Wasserstoff kommen als Produkte der anaëroben Atmung vor. Die intramolekulare Atmung der Eingeweidewürmer (*Ascaris*) produziert aus Glykogen neben CO_2 Kapron- und Valeriansäure. Als Zwischenprodukte der intramolekularen pflanzlichen Atmung sind Brenztraubensäure und Acetaldehyd nachgewiesen, dieselben Stoffe, die wir beim Gärungsprozeß finden werden; auch sind hier offenbar die gleichen Enzyme beteiligt wie dort (Zymase, Carboxylase).

Nach diesen Ergebnissen kann nicht mehr bezweifelt werden, daß die intramolekulare Atmung prinzipiell mit der Gärung, speziell der Alkoholgärung (s. S. 256 u. f.) übereinstimmt. Ob dadurch allerdings der Unterschied zwischen Atmung und Gärung verwischt wird, wie man bisher annahm, scheint nach der Klärung des eigentlichen Zellatmungsmechanismus wieder recht fraglich, da hier weder besondere Enzyme notwendig sind, noch Zwischenprodukte auftreten (s. oben S. 252 u. f.). Nach dem heutigen Wissen kann jedenfalls die „intramolekulare Atmung" zu den Gärungen gezählt werden, der Unterschied zwischen Atmung und Gärung aber erscheint eher tiefgründiger als früher. Ob es nicht doch auch Atmungsvorgänge gibt, die (im Sinne neuerer von Wieland entwickelter Vorstellungen über die Atmungsvorgänge, auf die wir hier nicht eingehen) zu den Gärungen überleiten, muß die künftige Forschung zeigen.

2. Gärung.

Unsere Ausführungen haben uns schon in das Gebiet der Gärungen oder Spaltungen geführt; es ist das die zweite Art von Abbauprozessen, die den Organismen zur Energiegewinnung dienen.

Während man früher ihren Anteil am Betriebsstoffwechsel verhältnismäßig gering einschätzte, hat sich neuerdings die weiteste Verbreitung von Spaltungsprozessen im tierischen und pflanzlichen Betriebsstoffwechsel herausgestellt. So wird, wie früher geschildert, die Energie bei der Muskelkontraktion der Tiere, einer der bedeutendsten organischen Arbeitsleistungen, nicht durch Oxydation, sondern durch Spaltung von Glykogen in Milchsäure geliefert (s. S. 186, 187). Der bekannteste und am besten geklärte Spaltungsvorgang ist die Vergärung von Zucker in Alkohol und CO_2, durch welchen die Hefezellen ihre Betriebsenergie gewinnen. Der Vorgang spielt bekanntlich auch für den menschlichen Haushalt eine große Rolle. Auch andere heterotrophe Pflanzen (Bakterien, Mucorineen und andere Pilze) sind zu alkoholischer Gärung befähigt und bei der intramolekularen Atmung liegt ebenfalls im Prinzip derselbe Prozeß vor.

Die Alkoholgärung der Hefezellen vollzieht sich nach folgendem Schema, das schon Gay-Lussac aufgestellt hatte:

$$\underset{\text{180 g Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{88 g Kohlensäure}}{2\,CO_2} + \underset{\text{12 g Alkohol}}{2\,CH_2\cdot OH\cdot CH_3} + 26\ \text{Kal.}$$

Während man früher annahm, daß die Zerlegung des Zuckers nur durch eine unbekannte Funktion der lebenden Hefezellen selbst vollzogen werden könne, hat Buchner den seinerzeit Aufsehen erregenden Nachweis erbracht, daß sie durch ein von der Hefe trennbares Enzym bewirkt wird, die Zymase. Durch Zerreiben der Hefezellen mit Sand und Auspressen unter hohem Druck gewann er einen Hefesaft, der, selbst ohne lebende Zellen, imstande war, Zucker zu vergären. Spätere Untersuchungen haben ergeben, daß in der Zymase mehrere Enzyme vorhanden sind, die voneinander getrennt werden können. Zunächst konnte ein sog. „Koenzym" von der Zymase unterschieden werden. (Das „Koenzym" ist hitzebeständig, die Zymase sehr thermolabil; im Preßsaft wird das Koenzym rasch zerstört, die Zymase ist resistenter.) Beide Enzyme vergären nur gemeinsam Zucker und sind für sich allein unwirksam. Neuerdings konnte Neuberg von der Zymase noch ein weiteres Enzym trennen, die Carboxylase, die Brenztraubensäure ($CH_3\cdot CO\cdot COOH$) in Acetaldehyd ($CH_3\cdot COH$) und Kohlensäure (CO_2) zerlegt. Die Carboxylase bedarf im Gegensatz zur Zymase (im engeren Sinne) keines Koenzyms zu ihrer Wirkung. Die Entdeckung der Carboxylase bildete den Ausgangspunkt zu weiteren Untersuchungen durch Neuberg und seine Mitarbeiter, die die tiefgreifenden Umsätze und Zwischenreaktionen der alkoholischen Gärung weitgehend geklärt haben. Brenztraubensäure und Acetaldehyd sind wichtige Zwischenglieder. Nach Neuberg vollzieht sich die Gärung in folgender Weise:

α) $C_6H_{12}O_6 - 2\,H_2O = 2\,CH_3\cdot CO\cdot COH$ (Methylglyoxal),

β) $CH_2:C(OH)\cdot COH + H_2O + \begin{matrix} H_2 \\ | \\ O \end{matrix} = \begin{matrix} CH_2OH\cdot CHOH\cdot CH_2OH \text{ (Glyzerin)}, \\ CH_2:C(OH)\cdot COOH \text{ (Brenztraubensäure)}, \end{matrix}$

γ) $CH_3\cdot CO\cdot COOH = CO_2 + CH_3\cdot COH$ (Acetaldehyd),

δ) $\begin{matrix} CH_3\cdot CO\cdot COH \\ + \\ CH_3\cdot COH \end{matrix} \begin{matrix} O \\ | \\ H_2 \end{matrix} = \begin{matrix} CH_3\cdot CO\cdot COOH \text{ (Brenztraubensäure)}, \\ = \\ CH_3\cdot CH_2OH \text{ (Alkohol)}. \end{matrix}$

Die ersten Glieder dieser Reihe, das Auftreten und die Spaltung von Methylglyoxal (α und β) sind noch hypothetisch, die übrigen sind

nachgewiesen oder wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich gemacht. Durch Dismutation oder sog. Cannizarosche Umlagerung soll aus Methylglyoxal Brenztraubensäure und Glyzerin entstehen (β). Erstere wird durch die Carboxylase in Acetaldehyd und CO_2 zerlegt (γ) und durch eine zweite Dismutation zwischen Acetaldelyd und Methylglyoxal wird hierauf Äthylalkohol und Brenztraubensäure erzeugt (δ). „Letztere wird durch die Carboxylase stets von neuem in Kohlendioxyd und Acetaldehyd zersetzt. Immer entsteht und ständig zerfällt Brenztraubensäure."

Die Brenztraubensäure hat sich zwar als solche im Gärungsprozeß noch nicht chemisch nachweisen lassen; jedoch sprechen ihre Spaltung durch Carboxylase sowie das Auftreten von Glyzerin und Acetaldehyd in hohem Maße für ihr Auftreten in der angenommenen Weise. Letzteres, das Acetaldehyd, läßt sich unter Zusatz von Natriumsulfit (Na_2SO_3) in großen Mengen auch bei Zucker als Gärungsmaterial nachweisen. Das Acetaldehyd wird dabei an das Sulfit gebunden und „abgefangen". Der H_2, der bei der normalen Gärung mit dem Aldehyd sich zu Alkohol verbindet, hydriert nun bei dieser „zweiten Vergärungsform" Zucker bzw. einen Zuckerabkömmling zu Glyzerin. Acetaldehyd und Glyzerin sind während des ganzen Gärungsverlaufes in molekularem Verhältnis anwesend.

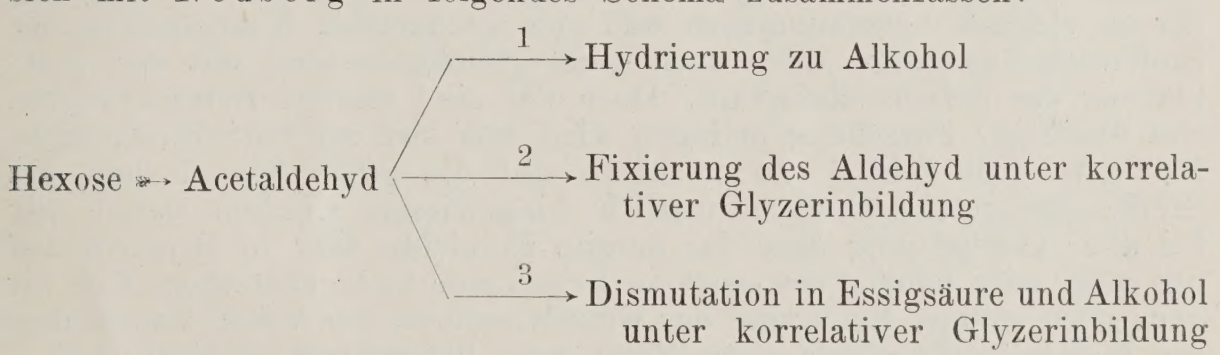
Die Formel für diese 2. Vergärungsform lautet:

$$C_6H_{12}O_6 = CH_3CHO + CO_2 + C_3H_8O_3$$

In Gegenwart von Carbonaten findet noch eine „3. Vergärungsform" statt, bei der eine Disproportionierung des Acetaldehyds in Essigsäure und Äthylalkohol sich vollzieht. Auch hier tritt eine gesteigerte Glyzerinbildung auf. Sie verläuft nach folgender Gleichung:

$$2\,C_6H_{12}O_6 + H_2O = CH_3 \cdot COOH + C_2H_5OH + 2\,C_3H_8O_3 + 2\,CO_2$$

Die 3 Vergärungsformen laufen immer nebeneinander her, aber es überwiegt je nach den gegebenen Bedingungen stets eine. Sie lassen sich mit Neuberg in folgendes Schema zusammenfassen:



Neben der Alkoholgärung ist noch eine Anzahl anderer Gärungen hauptsächlich von Pilzen und Bakterien mehr oder minder genauer bekannt, bei denen höhere Alkohole, Buttersäure, Milchsäure, Essigsäure, Ameisensäure usw. als Gärprodukte auftreten. Hier sei nur noch auf die Butylalkohol-, Buttersäure-, Milchsäure-, Essigsäuregärung kurz eingegangen.

Von den Bakterien, die Zucker in Buthylalkohol, resp. Buttersäure vergären, sind der *Bacillus butylicus* und das *Clostridium Pasteurianum* (letzteres haben wir kennen gelernt als Organismus, der freien Luftstickstoff zu assimilieren vermag) besonders dadurch bemerkenswert, daß sie völlig anaërob gedeihen. *Bacillus butylicus* spaltet Zucker in Propyl- und Butylalkohol, H_2 und CO_2; *Clostridium Pasteuria-*

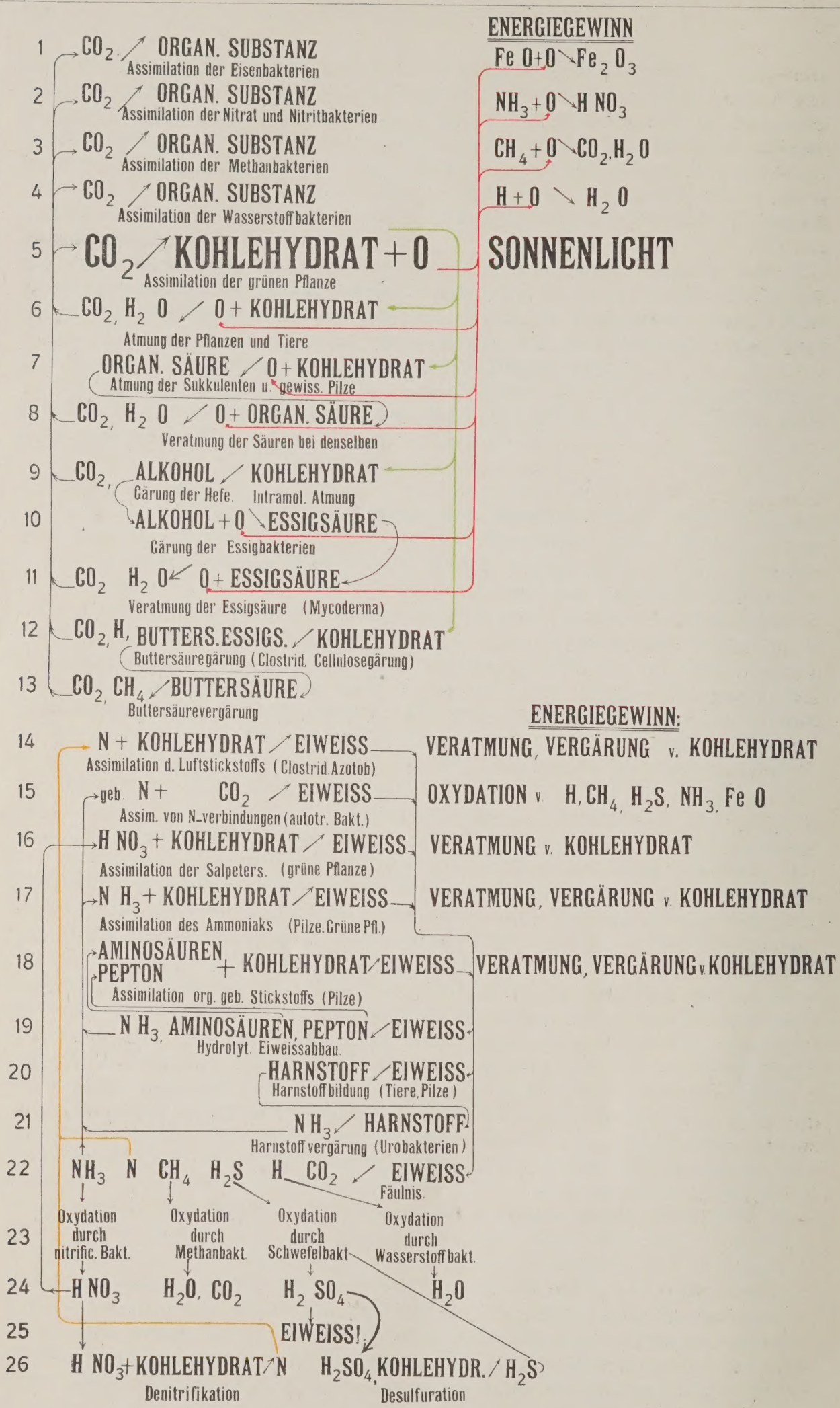
num vermag viele Kohlehydrate zu Essigsäure, Buttersäure, CO_2 und H_2 zu vergären. Auch im Gärungsverlauf mancher dieser Bakterien ist Acetaldehyd als Zwischenprodukt nachgewiesen. Der im Betriebsstoffwechsel vieler Bakterien und Pilze auftretende Alkohol dient wieder andern Mikroorganismen als Energiequelle, so vor allem den Essigbakterien, die ihn zu Essigsäure oxydieren. Die Essigsäure wird hierauf abermals von einem andern Mikroorganismus, *Mycoderma aceti*, weiter verbrannt.

Die Spaltung von Glykogen in Milchsäure spielt, wie die Besprechung der Muskelbewegung schon zeigte, eine große Rolle im tierischen Stoffwechsel. Von den sog. Milchsäurebakterien spaltet *Bacillus lactis acidi* Glukose in 2 Moleküle Rechtsmilchsäure, *Bacillus acidificans longissimus* in 2 Moleküle Linksmilchsäure.

Schließlich sei noch erwähnt, daß bei dem Betriebsstoffwechsel des anaërob lebenden Pferdespulwurms *Ascaris* Glykogen in Valerian- und Kapronsäure zerlegt wird.

Die Lebensvorgänge der Einzelorganismen sind nur möglich durch das ständige Ineinandergreifen der verschiedenen Assimilations- und Dissimilationsprozesse. Wenn auch heute schon viele derselben weitgehend geklärt sind und man hoffen darf, daß die künftige Forschung mehr oder minder alle in Frage kommenden Synthesen und Abbauprozesse sowie die mechanischen Mittel, deren sich die Organismen dabei bedienen, mit der Zeit wird aufklären können, so erscheint es uns doch fast aussichtslos, daß es je gelingen möge, die ungeheure Verflechtung der Einzelprozesse, die feine Regulierbarkeit und Umstellungsmöglichkeit des Ineinandergreifens ganz zu verstehen. Wissen wir doch, daß die Änderung einer Komponente, z. B. einer C-Quelle, die zahnartige Verbindung der vielen Einzelvorgänge im Stoffwechsel einer Zelle, eines Organs, ja eines ganzen Organismus mit einem Schlage umzuändern vermag. Die völlige Aufdeckung der Verknüpfung der so vielfach verschlungenen und sich kreuzenden Kausalketten der Stoffwechselvorgänge wäre auch wohl gleichbedeutend mit der Aufklärung des Lebens überhaupt. Doch das sind müßige Betrachtungen; was künftiger Forschung gelingen wird, läßt sich nie vorherbestimmen. Es sollte zum Schluß nur nochmals auf die große Komplexheit des Stoffwechselgetriebes nachdrücklich hingewiesen werden, damit wir bei aller Genugtuung über das bereits Erreichte oder in Hinsicht auf das mehr oder minder bestimmt zu Erhoffende nicht übersehen, daß wir auch nach völliger Erklärung der Einzelvorgänge vom vollen Verständnis des Gesamtstoffwechsels einer Zelle noch himmelweit entfernt sind.

Aber nicht nur die einzelnen Stoffwechselvorgänge der Einzelorganismen sind in der gekennzeichneten Weise miteinander verflochten; auch in den wechselseitigen Beziehungen des Stoffwechsels verschiedener Organismen zueinander (und ihrer Abhängigkeit voneinander) enthüllt sich ein großer systematischer Zusammenhang und eine unverkennbare Harmonie. Im Gegensatz zur Harmonie der inneren systematischen Zusammenhänge kann diese Harmonie der äußeren Zusammenhänge heute schon einigermaßen überblickt und erkannt werden. Die große Mannigfaltigkeit der verschiedenen Stoffwechseltypen, von denen wir im Vorstehenden einen Begriff bekommen haben, ist die Voraussetzung, daß überhaupt das Leben sich dauernd auf der Erde erhält. Würde eine wichtige Gruppe, z. B. die Stickstoffbakterien,



Kreislauf des Kohlenstoffes und des Stickstoffes.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

ausfallen, so müßte sich in Kürze die Zusammensetzung der Stoffe auf unserm Planeten derart verändern, daß in absehbarer Zeit wohl alles Leben unmöglich wäre. Ohne auf diese ökologischen Beziehungen im Stoffhaushalt der verschiedenen Organismen zueinander näher einzugehen, sei hier nur noch eine Tabelle aus der Pflanzenphysiologie von Benecke und Jost wiedergegeben, die in instruktiver Weise den Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes in den Organismen darstellt und zugleich das meiste, was wir auf den vorstehenden Seiten vom Stoffwechsel im einzelnen kennen gelernt haben, in übersichtlicher Weise nochmals zusammenfaßt (Taf. I). „Chemische Gleichungen sind vermieden worden; die Ausgangs- und die Endprodukte eines Vorganges sind durch Pfeile getrennt, die zugleich die Richtung des Reaktionsverlaufes angeben. Manche Prozesse erfolgen in Richtung von links nach rechts, andere in umgekehrter Richtung. Ist ein Aufwand von Energie bei der Reaktion nötig, so ist der Pfeil ↗ aufwärts gerichtet; ein Gewinn von Energie wird durch den Pfeil ↘ angedeutet."

„Durch fetten Druck ausgezeichnet steht unter Nr. 5 in der Tabelle die CO_2-Assimilation der grünen Pflanze, zu dem das Sonnenlicht die nötige Energie liefert. Von den beiden Produkten, die dabei entstehen, ist der Sauerstoff wichtig, weil er zahlreiche Oxydationen auszuführen vermag, die in den Zeilen 1—4 und 6, 7, 8, 10 und 11 aufgezeichnet sind. Das andere Produkt (Kohlehydrat) wird sowohl in der grünen Pflanze als auch in zahllosen anderen Organismen, in die es übergeht, durch Oxydation oder Spaltung direkt oder indirekt zu Kohlensäure und Wasser abgebaut. Der Sinn dieser Destruktion ist der Gewinn der chemischen Energie, die im Kohlehydrat als aufgestapelte Sonnenenergie enthalten ist; das eine Endprodukt derselben (CO_2) ist wieder Nährstoff der grünen Pflanze. Da die Mehrzahl der Organismen Kohlehydrate nicht selbst zu bilden versteht, zeigt sich darin die zentrale Stellung der autotrophen Pflanzen für das Leben auf der Erde; zu diesen gehören aber auch die unter 1—4 angeführten Bakterien, bei denen das aus CO_2 entstehende Assimilationsprodukt noch nicht bekannt ist; deshalb ist in der Tabelle nur von organischer Substanz die Rede."

„Die Verwertung der im destruktiven Stoffwechsel frei werdenden Energie (Zeile 1—4, 14—18) ist eine verschiedene. Unter anderem dient sie zweifellos auch zu zahlreichen Synthesen."

„Die Tabelle berichtet auch über den Kreislauf des Stickstoffes. Die Reihen 14—18 stellen die Assimilation des freien oder des gebundenen Stickstoffes dar; weiter unten wird der Eiweißabbau behandelt. So zeigt diese Tabelle die Hauptzüge des Stoffkreislaufes in der organischen Welt, wenigstens in qualitativer Hinsicht. Wie sich die quantitative Seite aller dieser Prozesse stellt, vermögen wir nicht zu überblicken." (Benecke und Jost.)

D. Komplexe Stoffwechselvorgänge vielzelliger Organismen.

Die Stoffwechselvorgänge der höheren Tiere und Pflanzen sind nicht allein durch das Ineinandergreifen von Assimilations- und Dissimilationsvorgängen gekennzeichnet; es findet sich vielmehr noch eine Fülle von Hilfsorganisationen und Mechanismen, die notwendig sind, um den harmonischen Ablauf der Prozesse zu gewährleisten, und die

den Grundvorgang oft ganz in den Hintergrund treten lassen. Ein Beispiel soll uns auch hier eine anschauliche Vorstellung von der Kompliziertheit der anatomischen und physiologischen Hilfseinrichtungen geben. Wir wählen die Atmung der höheren Wirbeltiere, speziell des Menschen.

Bei den luftatmenden Wirbeltieren stehen die Zellen der einzelnen Organe und Gewebe nicht direkt mit dem Sauerstoff der Luft in Verbindung; derselbe wird ihnen vielmehr durch das Blut, das ja alle Organe durchspült, indirekt übermittelt, nachdem sich letzteres in besonderen Atmungsorganen, den Lungen, mit O_2 beladen hat. In den Lungen wird gleichzeitig die den Organen entnommene CO_2 abgegeben. Den Gasaustausch zwischen Blut und Luft in den Lungen nennt man äußere Atmung, den zwischen Blut und Körperzellen innere Atmung. Der Zufuhr der O_2-haltigen Luft und der Ableitung der CO_2 dient ein besonderer Atemmechanismus (Atemholen — Ausatmen); um die äußere Atmung zu ermöglichen, wird somit ein besonderer Muskel- und Nervenapparat beansprucht, der aber hier nicht näher besprochen werden soll. Was also bei den Wirbeltieren gewöhnlich als Atmung bezeichnet wird (der Laie denkt dabei nur an die äußere Atmung, das Atemholen, die Atem-Mechanik), ist nicht der eigentliche fundamentale Lebensvorgang, die Atmung der Zellen bzw. Organe, sondern bezieht sich nur auf die äußeren Hilfsfunktionen der Atmung.

Auch die äußere Atmung spielt sich im Innern des Körpers, in den von der Oberfläche weit entfernten, feinsten Bronchiolen ab. Da beim Ausatmen die verbrauchte Luft nicht völlig aus den Lungenwegen entfernt wird, so ist auch die frisch eingeatmete Luft immer mit einem Teil der zurückgebliebenen gemischt.

Die trockene Einatmungsluft enthält	20,92 %	O_2,	79,05 %	N_2	und	0,03 %	CO_2
die trockene Ausatmungsluft durchschnittlich	16,4 „	„	79,8 „	„	„	3,8 „	„

Der Gehalt an O_2 sinkt also um 4,5 %, während der der CO_2 um 3,8 % steigt.

Der Gaswechsel in der Lunge beruht auf dem Ausgleich der Gasspannungen, der Partialdrucke von O_2 und CO_2, zwischen der Alveolarluft und dem Lungenblut. Unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die Inspirationsluft an den Oberflächen der Lunge und Luftwege sich mit Wasserdampf absättigt, kann man die mittleren O_2- und CO_2-Spannungen der Alveolarluft berechnen. Nach diesen Berechnungen schwankt bei Ruhe und mäßiger Arbeit die O_2-Spannung zwischen 100 und 110, die CO_2-Spannung zwischen 30 und 40 mm Hg.

Mit einem sog. Aërotonometer, auf dessen Prinzip wir hier nicht eingehen, lassen sich auch die Gasspannungen im arteriellen, sauerstoffreichen und im venösen, kohlensäurereichen Blut feststellen. Nach den Messungen von Krogh ist einerseits die Sauerstoffspannung des arterialisierten Blutes der Lungenvene um etwa 15—20 mm Hg niedriger als die mittlere Sauerstoffspannung der Alveolarluft, und andererseits ist die Kohlensäurespannung des venösen Blutes in der Lungenarterie größer als die der Alveolarluft oder ihr gleich. Da Diffusionsversuche an Membranen und ausgeschnittenen Lungen von Zuntz und Loewy gezeigt haben, daß dieses Spannungsgefälle groß genug ist, um die in Frage kommenden Mengen von O_2 und CO_2 in den Körper aufzunehmen und auszutreiben, so ergibt sich, daß der respiratorische Gaswechsel ein rein physikalisches Phänomen ist, der den Gesetzen der Gasabsorption folgt.

Äußere und innere Atmung werden nun in hohem Maße gefördert, ja man kann sagen, erst ermöglicht durch eine besondere Eigenschaft des Blutes, speziell der roten Blutkörperchen, nämlich die Fähigkeit, O_2 und CO_2 in größeren Mengen locker zu binden.

Die Analysen der absorbierten Gasmengen im Blut ergeben nämlich, daß das Blut 12—20 % seines Volumens an O_2, 43—50 % CO_2 und

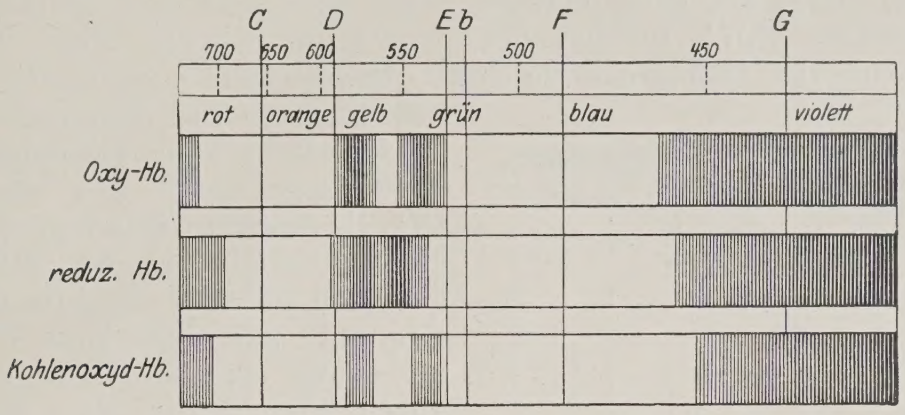


Abb. 205. Blutspektren aus Höber.

1 % N_2 enthält. Diese Zahlen entsprechen nur für N dem Wert, der nach der Gasabsorption zu erwarten ist, während die Werte für O_2 und CO_2 viel zu hoch sind; es findet sich 30—60mal so viel O_2 im Blut, als nach den Absorptionsgesetzen zu erwarten wäre. Es kommt das daher, daß, wie erwähnt, O_2 und CO_2 im Blut in reichlichem Maße chemisch locker gebunden sind. Die chemische Bindung des O_2 erfolgt in den roten Blutkörperchen, und zwar durch das Hämoglobin, das ihn aufnimmt und fixiert, wodurch es zu Oxyhämoglobin wird. Mit der Bindung, die locker und reversibel ist, ist eine

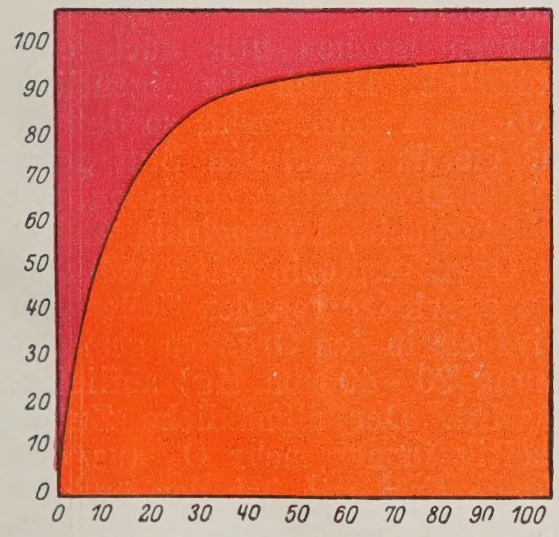


Abb. 206. Dissoziationskurve des Oxyhämoglobins. Hellrot bedeutet Oxyhämoglobin, dunkelrot Hämoglobin. Nach Barcroft aus Höber.

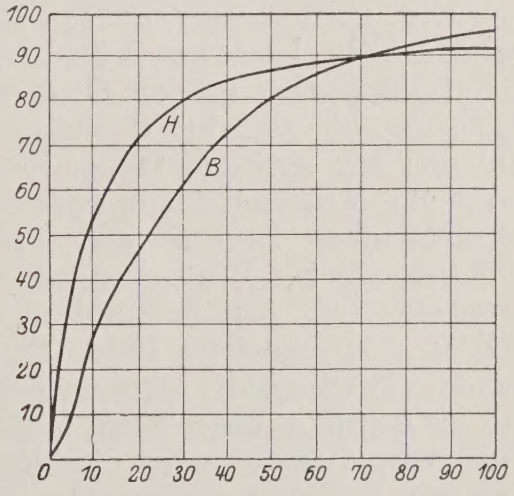


Abb. 207. Dissoziationskurve einer reinen Hämoglobinlösung (*H*) und von Blut (*B*). Nach Barcroft aus Höber.

Änderung der Farbe und des Spektrums des Hämoglobins verbunden. Das bläulich-dunkelrote Hämoglobin wird zu dem scharlachroten Oxyhämoglobin. Das Spektrum des Hämoglobins zeichnet sich aus durch ein breites Band zwischen der Linie D und E, während das Oxyhämoglobin zwischen D und E zwei Bänder im gelben und grünen Teil des Spektrums aufweist (Abb. 205).

Die Größe der O_2-Aufnahme hängt von der O_2-Spannung ab; mit steigendem O_2-Druck steigt die prozentuale Sättigung des Blutes mit O_2 in gesetzmäßiger Weise (nach dem Massenwirkungsgesetz, was hier nicht näher ausgeführt werden kann). Bei reinen Hämoglobinlösungen ergibt die Sättigungskurve mit O_2 eine sehr regelmäßige rechtwinklige Hyperbel (als Ausdruck des Massenwirkungsgesetzes, Abb. 206, 207); bei Blut dagegen zeigt sie einen etwas abweichenden Verlauf (Abb. 207) infolge der Anwesenheit von Elektrolyten im Blut, welche die Hämoglobinmoleküle teilweise zur Aggregation bringen und dadurch ihr Bindungsvermögen für O_2 herabsetzen. Dementsprechend wird auch durch den Elektrolyten CO_2 die Sauerstoffbindung des Hämoglobins vermindert (Abb. 208). Wenn demnach während des Atmens (äußere Atmung) aus dem Blut CO_2 mehr und mehr entweicht, so steigt dadurch gleichzeitig das Sättigungsvermögen des Blutes für O_2.

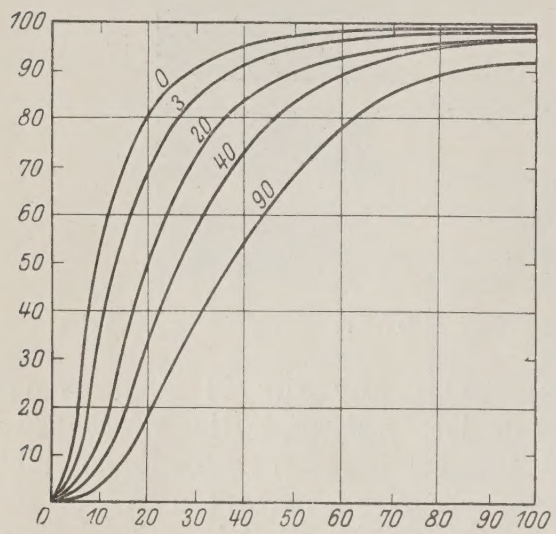


Abb. 208. Dissoziationskurve von Blut bei verschiedenen CO_2-Spannungen (von 0—90 mm Hg). Nach Barcroft aus Höber.

Für die Bindung des CO_2 im Blut spielt neben den Blutkörperchen auch das Blutplasma eine Rolle, und zwar durch Umsatz mit den darin enthaltenen Alkali-Globulinen. Auch in den Blutkörperchen erfolgt eine chemische Bindung des CO_2 durch Alkali-Globuline, daneben findet sich aber hier auch ein dem Oxyhämoglobin entsprechendes Kohlensäurehämoglobin.

Die eben besprochenen Erscheinungen machen nun auch ohne weiteres die innere Atmung verständlich. Durch die eigentliche Zellatmung wird in den Organen der O_2 rasch verbraucht, so daß die O_2-Spannung dort bis 0 sinkt, während sie im arteriellen Blut gegen 100 mm Hg beträgt. Daher muß O_2 in die Organzellen abfließen, wodurch das Gleichgewicht zwischen Oxyhämoglobin, Hämoglobin und O_2 im arteriellen Blut gestört wird. Das Oxyhämoglobin wird reduziert und gibt O_2 ins Blutplasma ab, aus dem es wieder von den Zellen entnommen wird. Auf der andern Seite wird die in den Organen gebildete CO_2 in das arterielle Blut (CO_2-Spannung 20—40 mm Hg) abfließen, indem sie ebenfalls locker gebunden wird. Der allmähliche Zufluß von CO_2 führt aber dazu, daß gleichzeitig immer mehr O_2 aus dem Blut ausgetrieben wird, indem hier umgekehrt wie bei der äußeren Atmung mit dem steigenden CO_2-Gehalt das Sättigungsvermögen für O_2 sinkt. Beim Durchströmen der Organe wird auf diese Weise aus dem O_2-reichen arteriellen das dunkle CO_2-reichere venöse Blut.

Biol.
H.
201608.
Author Hartmann, Max
Title Allgemeine Biologie. Vol.1

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU